UNIVERSITY OF HAWAII

ZEITSCHRIFT FÜR WISSENSCHAFTLICHE BIOLOGIE

HERAUSGEGEBEN VON

. BALTZER-BERN, W. BENECKE-MÜNSTER, A. BENNINGHOFF-KIEL, A. BETHE-FRANKFURT A. M.
. BUCHNER-BRESLAU, W. von BUDDENBROCK-KIEL, C. ELZE-ROSTOCK, A. ERNST-ZÜRICH,
. FISCHEL-WIEN, K. von FRISCH-MÜNCHEN, R. GOLDSCHMIDT-BERLIN, H. von GUTTENBERG-
OSTOCK, W. HARMS-TÜBINGEN, M. HARTMANN-BERLIN, A. HASE-BERLIN, C. HEIDER-BERLIN
. HERBST-HEIDELBERG, R. von HERTWIG-MÜNCHEN, R. HESSE-BERLIN, R. HEYMONS-BERLIN
. JORDAN-UTRECHT, E. KALLIUS-HEIDELBERG, S. KOSTYTSCHEW-LENINGRAD, A. KÜHN-GÖT-
INGEN, K. LINSBAUER-GRAZ, H. LOHMANN-HAMBURG, W. von MÖLLENDORFF-FREIBURG I. BR.
MEISENHEIMER-LEIPZIG, K. PETER-GREIFSWALD, H. PETERSEN-WÜRZBURG, E. PRINGSHEIM-
RAG, L. RHUMBLER-HANN. MÜNDEN, B. ROMEIS-MÜNCHEN, W. RUHLAND-LEIPZIG, P. SCHULZE-
OSTOCK, J. SEILER-MÜNCHEN, H. SPEMANN-FREIBURG, A. STEUER-INNSBRUCK, PH. STÖHR-
ONN, G. TISCHLER-KIEL, J. von UEXKÜLL-HAMBURG, O. VOGT-BERLIN, W. VOGT-MÜNCHEN,
. WASSERMANN-MÜNCHEN, E. WEINLAND-ERLANGEN, F. von WETTSTEIN-GÖTTINGEN,
H. WINKLER-HAMBURG, H. WINTERSTEIN-BRESLAU, R. WOLTERECK-LEIPZIG

ABTEILUNG A

ZEITSCHRIFT

FÜR

MORPHOLOGIE UND ÖKOLOGIE DER TIERE

REDIGIERT VON

P. BUCHNER UND P. SCHULZE
BRESLAU ROSTOCK

17. BAND, 1./2. HEFT

MIT 226 TEXTABBILDUNGEN

(ABGESCHLOSSEN AM 20. FEBRUAR 1930)

BERLIN
VERLAG VON JULIUS SPRINGER
1930

Z. Morph. u. Ökol. Tiere

Preis M. 68.—

Die

Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere

steht Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der im Titel genannten Arbeitsrichtungen offen.

Die Zeitschrift erscheint zur Ermöglichung raschester Veröffentlichung zwanglos in einzeln berechneten Heften; mit 40 bis 50 Bogen wird ein Band abgeschlossen.

Das Honorar beträgt M. 40.— für den 16 seitigen Druckbogen.

Die Mitarbeiter erhalten von ihren Arbeiten, welche nicht mehr als 24 Druckseiten Umfang haben, 100 Sonderabdrücke, von größeren Arbeiten 60 Sonderabdrücke unentgeltlich. Doch bittet die Verlagsbuchhandlung, nur die zur tatsächlichen Verwendung benötigten Exemplare zu bestellen. Über die Freiexemplarzahl hinaus bestellte Exemplare werden berechnet. Die Mitarbeiter werden jedoch in ihrem eigenen Interesse ersucht, die Kosten vorher vom Verlage zu erfragen.

Es ist dringend erwünscht, daß alle Manuskripte in deutlich lesbarer Schrift, am besten Schreibmaschinenschrift (mit mindestens 3 cm breitem freien Rand) eingeliefert werden. Die Manuskripte müssen wirklich druckfertig eingeliefert werden; bei der Korrektur sollen im allgemeinen nur Druckfehler verbessert und höchstens einzelne Worte verändert werden.

Die Herren Autoren werden ferner gebeten, den Text ihrer Arbeiten so kurz zu fassen wie es irgend möglich ist, sich in den Abbildungen auf das wirklich Notwendige zu beschränken und, wenn irgend möglich, Federzeichnungen (für Strichätzung) zu verwenden.

Alle Manuskripte und Anfragen sind zu richten an

Professor Dr. P. Buchner, Breslau 9, Zoolog. Institut der Univ., Sternstr. 21

oder an

Professor Dr. P. Schulze, Rostock, Zoologisches Institut.

Die Herausgeber

Buchner Schulze

Verlagsbuchhandlung Julius Springer in Berlin W 9, Linkstr. 23/24

Fernsprecher: Sammel-Nrn. Kurfürst 6050 u. 6326. Drahtanschrift: Springerbuch-Berlin

Reichsbank-Giro-Konto und Deutsche Bank Berlin, Dep.-Kasse C

---

17. Band **Inhaltsverzeichnis.** 1./2. Heft

Seite

Steiner, Paul, Studien an Panorpa communis L. I. Zur Biologie. II. Zur Morphologie und postembryonalen Entwicklung des Kopfskeletts. Mit 41 Textabbildungen 1

Reinig, William Fred., Untersuchungen zur Kenntnis der Hummelfauna des Pamir-Hochlandes. Mit 20 Textabbildungen 68

Degner, Eduard, Über das Höhen-Breitenverhältnis der Schneckenschalen, nebst einigen variationsstatistischen Angaben über Cepaea und Zebrina. Mit 1 Textabbildung 124

Šoljan, Tonko, Nestbau eines adriatischen Lippfisches (Crenilabrus ocellatus Forsk.) Mit 7 Textabbildungen 145

Müller, Richard Johannes, Die Mechanik der syndactylen Zehen von Macropus und anderen Beuteltieren und ihre Verwendung als Putzorgan. Mit 95 Textabbildungen 154

Verhoeff, Karl W., Zur Kenntnis der Geographie und Ökologie der Diplopoden, besonders Nordwestitaliens. 115. Diplopoden-Aufsatz . . . 219

Heymons, R., und **v. Lengerken, H.**, unter Mitwirkung von **Bayer, M.**, Studien über die Lebenserscheinungen der Silphini (Coleopt.). V. Silpha tyrolensis Laich. Mit 4 Textabbildungen 262

Oka, Hidemiti, Untersuchungen über die Speicheldrüse der Libellen. Mit 18 Textabbildungen 275

Lundblad, O., Über die Anatomie von Arrhenurus mediorotundatus und die Hautdrüsen der Arrhenurus-Arten. Mit 26 Textabbildungen . . 302

Janisch, Ernst, Experimentelle Untersuchungen über die Wirkung der Umweltfaktoren auf Insekten. I. Die Massenvermehrung der Baumwolleule Prodenia littoralis in Ägypten. Mit 14 Textabbildungen . 339

5856-8

(Aus dem Entomologischen Seminar der Universität Rostock.)

STUDIEN AN PANORPA COMMUNIS L.

I. ZUR BIOLOGIE.

II. ZUR MORPHOLOGIE UND POSTEMBRYONALEN ENTWICKLUNG DES KOPFSKELETTS.

Von

PAUL STEINER.

Mit 41 Textabbildungen.

(Eingegangen am 7. August 1929.)

I. ZUR BIOLOGIE VON PANORPA COMMUNIS L.

Inhaltsübersicht.

Seite

Einleitung 1
A. Zuchtmethode 2
B. Zur Biologie der Imago 2
a) Vorkommen 2
b) Nahrung 4
c) Verdauung 4
d) Lokomotionsvermögen, Verhalten gegen äußere Reize, Schutzfärbung, Feinde 5
e) Kopulation 5
f) Eiablage 8
C. Zur Biologie des Eies 9
D. Zur Biologie der Larve 12
a) Schlüpfen der Larve 12
b) Die Junglarve 12
c) Auffinden der Nahrung 13
d) Nahrung 13
e) Verdauung 14
f) Lokomotionsvermögen 14
g) Verhalten gegen äußere Reize 14
h) Häutungsvorgänge 15
i) Das Präpupalstadium 21
k) Morphologische Unterscheidungsmerkmale der verschiedenen Larvenstadien 22
E. Zur Biologie der Puppe 23
Literaturverzeichnis 25

Einleitung.

Für die weiter hinten ausgeführten morphogenetischen Untersuchungen des Kopfskeletts von *Panorpa com.* L. wurden als Untersuchungsmaterial größere Mengen von Larven, Puppen und frisch geschlüpften Imagines benötigt. Da diese Entwicklungsstadien in der Natur nur

höchst selten angetroffen werden, dagegen geschlechtsreife Imagines in den Sommermonaten leicht zu erbeuten sind, war es das einfachste, aus eigenen Zuchten das notwendige Untersuchungsmaterial zu gewinnen. An Hand dieser Zuchten konnten ziemlich erschöpfende Beobachtungen über die Biologie von *Panorpa com.* angestellt werden, welche im folgenden wiedergegeben seien. Wenn auch die Literatur schon manch wertvollen Beitrag zur Lebensgeschichte dieser Insektengruppe aufweist, so scheint eine Wiedergabe der hier gewonnenen Untersuchungsergebnisse doch am Platze, da die früheren Beobachtungen zum Teil stark voneinander abweichen bzw. sich widersprechen. Die Gegenüberstellung der verschiedenen Beobachtungen, sowie Stellungnahme zu ihnen und die Wiedergabe der eigenen Untersuchungsergebnisse mögen dazu beitragen, unsere Kenntnis von der so interessanten Insektengruppe der Panorpaten weiterhin zu ergänzen.

A. Zuchtmethode.

Die Untersuchungen wurden vorgenommen in Münster i. W. vom Sommer 1927 bis 1928 und wurden dann weitergeführt vom Sommer 1928 bis zum Frühjahr 1929 in Rostock i. M. Das erforderliche Zuchtmaterial stammte aus der Umgebung beider Beobachtungsorte. Die Zucht von *Panorpa com.* bereitete — von einigen anfänglichen Mißerfolgen abgesehen — keine großen Schwierigkeiten.

Die in der Natur erbeuteten Imagines wurden zu Zuchtzwecken in verschiedenen Käfigen untergebracht. Kommt es nicht darauf an, einzelne Pärchen gesondert zu beobachten, so erweisen sich die sogenannten Moskitokäfige für Gesellschaftszuchten als sehr geeignet. Zweckmäßig versieht man die Käfige mit einigen Zweigen und krautigen Gewächsen. Um den Imagines die Möglichkeit zur Eiablage zu geben, wird der Käfig mit einem niedrigen (etwa 8 cm hoch) mit Erde gefüllten Kasten versehen, welcher dem Käfig leicht entnommen werden kann, wodurch sich eine schnelle Kontrolle der Zuchten auf Eiablage ermöglicht. Bei Einzelzuchten wurden erfolgreich Standgläser von 15 cm Durchmesser und 20 cm Höhe benutzt, die bis zur halben Höhe mit Erde angefüllt und durch einen Drahtgazeübersturz verschlossen waren. Der Boden im Käfig, sowie aufgestellte Pflanzen sind morgens hinreichend mit Wasser zu bestäuben, da die Imagines einen hohen Feuchtigkeitsgehalt ihrer Umgebung lieben. Um das Eindringen unerwünschter Schmarotzerinsekten zu verhindern, ist ein ziemlich dichter, aber die Durchlüftung der Käfige nicht behindernder Abschluß zu wählen.

B. Zur Biologie der Imago.

a) Vorkommen.

Die Imagines der Skorpionsfliegen sind während der warmen Jahreszeit in der Natur im allgemeinen recht zahlreich anzutreffen. Die Litera-

turangaben von Stitz, Brauer und Sziperovicz erwecken allerdings den Eindruck, als wenn die Imago *nur* in den Sommermonaten vorkäme. Hingegen wurde sie vom Verfasser des öfteren bei warmer Witterung schon im Frühjahr angetroffen, so z. B. im letzten Jahr schon am 13. Mai 1928 in den Niederungen der Ems bei Gimbte i. W. Gegen Mitte August verschwinden die Imagines im allgemeinen wieder. Gelegentlich werden aber auch noch bzw. wiederum im September Imagines von *Panorpa* beobachtet, welche gegen Ende genannten Monats oder Anfang Oktober absterben. Diese spät auftretenden Imagines sind, wie eindeutig festgestellt, Abkommen der ersten Jahresgeneration und als *gelegentlich auftretende zweite Jahresgeneration* anzusehen.

So wurde 1927 beobachtet, daß die Imagines in der Natur gegen den 10. bis Mitte August restlos abgestorben, Mitte September allerdings wieder in ziemlicher Anzahl vorhanden waren. Diesen Beobachtungen in der Natur entsprachen vollends die Ergebnisse der Laboratoriumsversuche. So schlüpften im Laboratorium am 8. September aus 200 Larven, die Eigelegen vom 20. Juli bis 7. August entstammten, 27 Imagines. Der Rest überwinterte. 1928 wurde eine zweite Jahresgeneration weder in der Natur noch im Laboratorium hervorgebracht. — *Es kann also bei günstigen Umständen eine doppelte Sicherung zur Erhaltung der Art durch Auftreten einer zweiten Jahresgeneration geschaffen werden.* — Diese Beobachtung bildet das Bindeglied zwischen den beiden sich widersprechenden Beobachtungen einerseits von Brauer, der das Vorkommen von 2 Jahresgenerationen als Regel angibt, und andererseits von Sziperovicz, welcher nur eine Jahresgeneration anerkennt. Sollten vielleicht auch beide recht haben, wenn die Anzahl der Jahresgenerationen örtlich variiert?

Während *im allgemeinen die Anzahl der* ♂♂ *und* ♀♀ *der ersten Jahresgeneration einander* ziemlich *gleich* ist, traten bei der *zweiten Jahresgeneration vorwiegend* ♀♀ auf. Von den im Laboratorium geschlüpften 27 Exemplaren waren 23 ♀♀ und 4 ♂♂. Auch dieses Resultat entsprach schätzungsweise dem in natura beobachteten zahlenmäßigen Auftreten von ♀♀ und ♂♂.

Als *Lebensraum* bevorzugen die Imagines *feuchte*, bei starker Sonnenbestrahlung noch genügend *Schatten spendende Umgebung*. So trifft man sie nicht selten an Grabenrändern, vorzüglich im niederen Gebüsch von *Betula* oder *Sambucus* und in dichten Beständen von *Urtica urens* und *Rubus fructicosus*; also hauptsächlich in der Umgebung von Pflanzen, die an feuchten Standort gebunden, selbst saftige und wasserreiche Gewächse sind und durch starke Verdunstung dazu beitragen, den Wassergehalt ihrer Umgebung zu erhöhen.

Heiße Mittagssonne meiden die Imagines, dagegen sieht man sie zur Vor- und Nachmittagszeit sich gerne auf Blättern sonnen. Wie sehr empfindlich die Imagines gegen zu starke Sonnenbestrahlung sind, be-

weist die Tatsache, daß in Laboratoriumszuchten, die versehentlich einmal der Mittagssonne ausgesetzt blieben, die meisten Individuen schon im Laufe des Nachmittags eingingen. Dabei zeigte es sich, daß die ♀♀ *entschieden widerstandsfähiger* sind *als die* ♂♂.

b) Nahrung.

Die Nahrung der Imago ist sowohl animaler wie auch vegetabiler Art. *Die Imagines gehören also zum Typus der omnivoren Insekten*, doch scheinen sie, wie die Laboratoriumsversuche zeigen, animale Kost zu bevorzugen. Welcher Art die Nahrung in der Natur ist, kann schwer beobachtet werden, da die Imagines ihre Nahrung auf dem Boden, zwischen dichtem Gebüsch und hohen Gräsern aufsuchen, wobei sie den Blicken des Beobachters verborgen sind. Daß die Imagines in der Gefangenschaft auch pflanzliche Nahrung annehmen, beweisen die Angaben verschiedener Autoren, welche ihre Imagines mit weichen, saftigen Pflanzenstoffen (Äpfeln, Kartoffeln) usw. gefüttert haben. Als günstigste Nahrung animaler Art bewährten sich bei Züchtungsversuchen derartige Fleischteile, die lange Zeit weich und saftig bleiben, wie z. B. Leber, Niere und Herz der verschiedensten Wirbeltiere. Organteile dieser Art bieten den Vorteil, daß ihre Oberfläche lederartig eintrocknet und dadurch die inneren Teile lange feucht und saftig erhält. Die Imagines finden so, nachdem sie mit Hilfe ihres Verdauungssekretes die obere Schicht ein wenig gelöst haben, die ihnen zusagende leicht lösliche Nahrung stets im Innern der Fleischteile. Muskelfleisch trocknet zu schnell ein und wird aus diesem Grunde nicht so gern angenommen.

Neben der saprophagen Ernährungsweise zeigen die Imagines ausgesprochene Neigung, lebende Nahrung zu bekommen. Doch vergreifen sie sich nie an gesunden Tieren, greifen dagegen kranke und sterbende Insekten gerne an. So fielen in Gesellschaftszuchten die gesunden Imagines mit Vorliebe über kranke und schwächliche Artgenossen her und verzehrten sie, noch bevor letztere abgestorben waren.

Das Auffinden der Nahrung, die im allgemeinen einen Verwesungsgeruch verbreitet, wird vermutlich neben dem visuellen Wahrnehmungsvermögen durch die zahlreichen Geruchsorgane an den Antennen und vor allem den Mundwerkzeugen ermöglicht.

c) Verdauung.

In den „Studien über die Lebenserscheinungen der Silphini" *I Silpha obscura* L. von Lengerken und v. Heymons befindet sich ein Abschnitt über die Verdauungsvorgänge von *Silpha obscura*, welcher sich in vollem Umfange auch auf *Panorpa com.* anwenden läßt. Es sei darum besagter Abschnitt wörtlich wiedergegeben. An Stelle der Bezeichnung „Käfer" ist „Imago" gesetzt.

„Es besteht ein merkenswerter Unterschied in bezug auf den Zustand der aufgenommenen Nahrung bei Larve und Imago. — Die Imago befördert nämlich verschwindend wenig feste Bestandteile in den Verdauungstraktus, sondern saugt vorwiegend flüssige Substanz auf. *Es liegt offenbar ein Fall von extraintestinaler Verdauung vor*, zumal die Tiere bei Beunruhigung nach Art der Larven und Imagines von *Carabus*-Arten (v. LENGERKEN), wenn sie sich in einem gewissen verdauungsphysiologischen Zustand befinden, einen braunen Tropfen aus dem Munde ausscheiden. Dem Zustand ihrer Nahrung entsprechend geben sie auch flüssigen Kot ab."

d) Lokomotionsvermögen, Verhalten gegen äußere Reize, Schutzfärbung, Feinde.

Die Imagines von *Panorpa* sind weder schnelle und geschickte Flieger noch behende Läufer oder Kletterer. Ihr Flug gleicht in etwa dem vieler Orthopteren, doch ist er wesentlich langsamer als bei letzteren und geht meist nur über kurze Entfernungen. Selten legt die Imago einen Flug von über 5 m zurück, und dies auch nur dann, wenn sie verfolgt wird. *Die Flugrichtung* wird während des Fliegens nie geändert; sie *ist* also *immer geradlinig*. Etwas besser als das Flugvermögen ist die Fähigkeit zu laufen und klettern ausgebildet. Angriffen entziehen sich die ruhenden Imagines vielfach, indem sie sich von ihrem Standort ruckartig zu Boden fallen lassen und in dem Gewirr von Gräsern und Buschwerk verschwinden. Die ihnen eigene Schutzfärbung bewahrt sie oft vor feindlichen Angriffen. Die ziemlich durchsichtigen, zum Teil schwarz pigmentierten Flügel, die gelbgrüne Färbung zusammen mit dem schwarzen Pigment des Körpers und seiner Anhänge sind in ihrer Gesamtheit eine vollendete Anpassung an den Lebensraum der Imago. — Sobald die Imagines von einem Feind ergriffen werden, sondern sie, wie schon vorher erwähnt, einen übelriechenden Tropfen ihres Verdauungssekretes aus dem Munde ab. Die ♂♂ versuchen außerdem, sich durch Kneifen mit den zangenartigen Anhängen ihres äußeren Genitalapparates zu verteidigen. Als natürliche Feinde, denen die Imagines am ehesten zum Opfer fallen, gelten nach Beobachtungen des Verfassers räuberisch lebende Odonaten, Asiliden und vagabundierende Spinnen.

e) Kopulation.

Die Kopulationszeit beginnt bei ♂♂ und ♀♀ etwa 8—10 Tage nach dem Schlüpfen. Die einzelnen *Kopulationen finden* dann in den folgenden 2—3 Wochen in einer Zwischenzeit von 4—5 Tagen *des öfteren statt*. In Anbetracht der Tatsache, daß das ♀ ein Receptaculum seminis besitzt, ist die öfter wiederholte Kopula eine recht merkwürdige Erscheinung, die vielleicht so zu deuten ist, daß sie für das ♀ eine *Anregung zur Ei-*

ablage darstellt. Die Dauer einer Kopulation beläuft sich im Durchschnitt auf 15—20 Minuten. Kopulationen mit einer Dauer von mehreren Stunden wurden nicht beobachtet. Die Zeit, während der das ♀ mit der Nahrungsaufnahme beschäftigt ist, bedeutet für das ♂ den günstigsten Augenblick, die Kopulation einzuleiten, denn das fressende ♀ läßt sich nur schwer bei der Nahrungsaufnahme stören und bereitet zu diesem Zeitpunkt dem kopulationslustigen ♂ die wenigsten Schwierigkeiten. — Beabsichtigt ein ♂ eine Kopula mit einem ♀, das nicht durch Nahrungsaufnahme abgelenkt ist, so wirbt es in charakteristischen Spielen um die Gunst des auserlesenen ♀. Zunächst nähert sich das werbende ♂ unter Flügelschlagen und zitternden Bewegungen des Abdomens dem ♀, welches, sofern es zur Kopula bereit ist, dem ♂ mit den gleichen Bewegungen antwortet. Nun läuft das ♂ aufgeregt umher und vollführt langsam schwirrende Bewegungen mit den Flügeln; die zitternden Bewegungen des Abdomens werden zu einem etwas energischeren Klopfen. Das ♀ bleibt während dieses Liebesspiels ruhig sitzen, fliegt aber bei Annäherung des ♂ auf kurze Entfernung ab. Nunmehr beruhigt sich das scheinbar ermüdete ♂, während das ♀ lockt und umherläuft. Diese Prozedur wechselt mehrmals, bis es dann dem ♂ gelingt, zum Akt zu schreiten. Es nähert dabei das gekrümmte Hinterleibsende der weiblichen Abdominalspitze und bedeckt mit den eigenen Flügeln die des ♀. Unter öfteren hebenden und senkenden Bewegungen des Hinterleibes beider Partner vollzieht sich dann die Kopula, begleitet von einer Erscheinung, wie sie uns von anderen Insekten nicht bekannt ist. Szipero-vicz beschreibt die Erscheinung folgendermaßen: „. . . Gleich am Anfang der Kopulation unternimmt das ♂ folgendes: Es läßt aus der Mundöffnung ein Kügelchen heraus, welches schnell erhärtet und von dem ♂ am Substrat festgeklebt wird. Durch Bewegungen der Mundteile wird diesem Kügelchen die Form eines kleinen Zylinders gegeben. Das ♂ braucht hierzu weniger als 1 Minute. Das ♀ beginnt sogleich, dieses ‚Liebesmahl' zu fressen. Während es den ersten Zylinder frißt, scheidet das ♂ den zweiten und dritten Zylinder ab in einer Zwischenzeit von 5—10 Minuten. Die Zahl der Zylinder erreicht bisweilen 7." —

Nicht ganz unähnliche Begleiterscheinungen der Kopula zeigen einige andere Insekten[1].

Dieser für das ♂ immerhin recht eigentümliche Vorgang läßt sich wohl damit erklären, daß das konstitutionell schwächere ♂ das sexuell

[1] So verzehren die ♀♀ gewisser Spinnen und Skorpione oft während oder nach der Kopula die ♂♂. Bei Laubheuschrecken und Grillen bietet das ♂ vor der Kopula dem ♀ Sekrete, welche aus Thoraxdrüsen abgeschieden werden. Bevor bei letzteren das ♀ zur Kopula bereit ist, verschafft es sich, den Rücken des ♂ besteigend, erst den öfteren Genuß dieser abgeschiedenen Stoffe. Auch bei den Asiliden wird das ♀ durch einen Köder für die Kopula gewonnen, indem die ♂♂ den ♀♀ im Hochzeitsfluge ein Beuteinsekt entgegentragen.

scheinbar weniger sensible ♀ nicht zur Kopulation zwingen kann und darum durch ein auf seine Freßlust abgestimmtes Ködermittel das ♀ für sich zu gewinnen sucht. Diese Deutung scheint um so eher zu stimmen, als das ♂ zur Abscheidung der Zylinder *gleich zu Anfang* der Kopulation nur dann schreitet, falls letztere *nicht* auf der Nahrung stattfindet, dagegen dann, wenn die Kopulation auf der Nahrung erfolgt, mit der Abscheidung der Zylinder so lange wartet, bis das ♀ unruhig wird und das ♂ zu einer anderen Fraßstelle fortzuziehen sucht.

In der dem ♀ beim Liebesmahl gebotenen Form sind die Sekretkörperchen meist von unregelmäßig kugeliger bis zylindrischer Gestalt. Läßt man ein solches Kügelchen in Wasser aufquellen, so sieht man, wie die Abb. 1 zeigt, daß es aus einem vorderen, mehr oder weniger kugeligen Abschnitt und drei an diesem hinten ansetzenden fadenförmigen Fortsätzen besteht. Ein solches aufgequollenes Sekretkügelchen ist — ähnlich wie der Guß in einer Gußform — ein getreues Modell des Lumens einer der paarigen Speicheldrüsen des ♂. Letztere bestehen nämlich nach Stitz aus drei langen fadenförmigen Schläuchen, die sich vor ihrer Vereinigung zu einem kurzen Sammelbehälter erweitern. Nach der Gestalt des Kügelchens zu urteilen, muß demnach bei der Sekretion jeweils nur eine Speicheldrüse funktionieren, und abwechselnd die eine und wieder die andere ein Sekretkügelchen liefern.

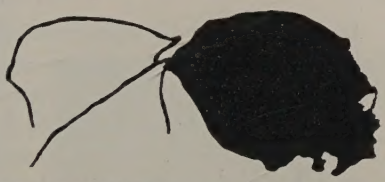


Abb. 1. Sekretkügelchen, vom ♂ beim Liebesmahl abgeschieden (etwa 30× vergr.).

Für folgende chemische Untersuchung der Sekretkügelchen bin ich Herrn cand. zool. Conrad Koch, Schwaan i. M. zu großem Dank verpflichtet:

Zu Anfang der Untersuchung war die Möglichkeit vorhanden, daß die Sekretkugel vom Liebesmahl entweder aus einem Kohlehydrat oder aus einem Eiweiß bestand. Bei Behandlung mit Chlordioxydessigsäure (Diaphanol P. Schulze) gingen die Sekretkugeln vollkommen in Lösung; ein Beweis, daß es sich *nicht* um *ein Kohlehydrat* handeln konnte. Es blieb also nur noch eine genauere Bestimmung auf Eiweiß über, die unter Zuhilfenahme der Morinschen Färbung (nach Sailer) gelang.

Da die Morinsche Färbung wohl nicht allgemein bekannt ist, dürfte sie hier kurz erörtert werden:

Das zu untersuchende Präparat wird zunächst in einer wässerigen, gesättigten Titankaliumoxalatlösung gebeizt und dann in eine wässerige Gelbholzextraktlösung überführt. Nach kurzer Zeit tritt eine intensive Gelbfärbung ein, die darauf zurückzuführen ist, daß Gelbholzextrakt + Titankaliumoxalat mit dem *Eiweiß* eine Lackverbindung eingehen. Eine Lösung der Lackverbindung ist nicht zu befürchten.

Auch die Adamkiewiczsche Reaktion, ein wohl bekannteres Verfahren, hatte ein positives Resultat. Diese Reaktion verläuft folgendermaßen:

Man löst möglichst entfettetes Eiweiß in Eisessig und setzt konzentrierte

H_2SO_4 hinzu. Es bilden sich dann an der Berührungsstelle rote, grüne und violette Ringe. Beim Umschütteln nimmt die ganze Flüssigkeit eine violette Farbe an.

Nach der Kopula gehen ♂ und ♀ daran, eifrig Flügel, Abdomen und Antennen mit den Tarsen zu reinigen.

Die von Brauer übernommene Behauptung, daß das ♂ gleich nach der Kopula noch zu mehreren anderen schreitet, muß abgelehnt werden. Das ♂ kopuliert, wie noch später an einem weiter ausgeführten Beispiel zu zeigen sein wird, erst wieder nach einer Zwischenzeit von 4—5 Tagen. Die Trübung der anfangs glashellen Flügel scheint nicht, wie Brauer angibt, in direktem und alleinigem Zusammenhang mit der Kopulation zu stehen, da sie auch bei getrennt gehaltenen Individuen beiderlei Geschlechts beobachtet wurde. Die Trübung der Flügel ist eher als eine normale Alterserscheinung anzusehen. Von einem Absterben der Tiere 8 Tage nach der Kopulation kann ebenfalls nicht die Rede sein.

f) Eiablage.

Das ♀ schreitet im allgemeinen 4 Tage nach der 1. Kopula zur ersten Eiablage. Diese Beobachtung stimmt mit der von Stitz gemachten genau überein. Nach Sziperovicz dagegen währt diese Frist 8—10 Tage — ein ziemlicher Unterschied in den Beobachtungsergebnissen. — 2 bis 3 Tage nach der ersten Eiablage kopuliert das ♀ wiederum, um nach weiteren 3 Tagen zur zweiten Eiablage zu schreiten. Auf eine weitere Kopulation erfolgt nach 2—3 Tagen die dritte und zumeist die letzte Eiablage. Es wurden allerdings auch ♀♀ beobachtet, die 2- bzw. 4mal zur Eiablage schritten. Auch nach der letzten Eiablage kopulieren die getrennt gehaltenen Pärchen noch mehrmals. — Es seien zur Vervollständigung noch einige Daten über Alter, Kopula und Eiablage angegeben. Ein Beispiel eines besonders scharf kontrollierten Pärchens möge genügen.

♀ geschlüpft	am 24. V. 1927	
♂ geschlüpft	am 24. V. 1927	
1. Kopula	am 1. VI. 1927	
1. Eiablage	am 5. VI. 1927	. 68 Eier
2. Kopula	am 7. VI.	
2. Eiablage	am 10. VI.	45 „
3. Kopula	am 13. VI.	
3. Eiablage	am 16. VI.	37 „
4. Kopula	am 16. VI.	
5. Kopula	am 18. VI.	
6. Kopula	am 21. VI.	
♀ abgestorben	am 4. VII. (Eischläuche leer)	
♂ abgestorben	am 15. VII.	

Als Ort der Eiablage wählen die ♀♀ kleine Vertiefungen im Boden, möglichst in feuchter Umgebung. Vor der Eiablage läuft das ♀ suchend am Erdboden umher und betastet vorsichtig mit der Hinterleibsspitze

die für die Ablage in Frage kommenden Stellen. Ist eine solche als endgültig gewählt, so schiebt das ♀ sein Abdomen so tief wie möglich in den Erdboden hinein und schreitet zur Ablage. — In den Zuchtgefäßen wurde, um die Auffindung der Eier zu erleichtern, der Boden ziemlich festgestampft, an verschiedenen Stellen aber mit 1 cm tiefen und 2—3 mm im Durchmesser großen Löchern versehen, die zum Teil mit Holzstückchen oder Steinen bedeckt wurden. Die ♀♀ nahmen diese künstlichen „Bruthöhlen" immer gerne an; und so konnten die Eier schnell und leicht am Tage der Ablage aufgefunden werden.

Im allgemeinen werden die Eier in kleinen, 4—5 mm hohen, kegelförmigen Häufchen abgelegt. Allerdings ist die Form des Eigeleges von der vorhandenen Ablagegelegenheit abhängig. So zeigt die Abb. 2, daß die Eier auch in *einer Ebene* abgelegt werden können, wie in vorliegendem Fall, wo die Eier in einer Erdspalte an einem Brettchen nebeneinander festgeklebt wurden.

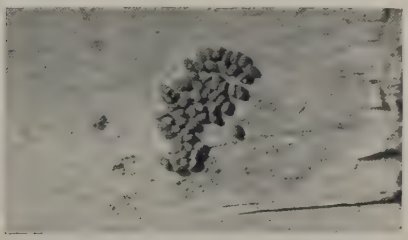


Abb. 2. Eigelege. Ungefähr natürliche Größe. Die Eier sind in einer Ebene abgelegt.

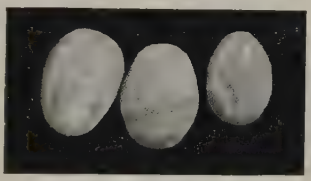


Abb. 3. Eier von *Panorpa com.* (etwa 12× vergr.).

Die Anzahl der abgelegten Eier schwankt, wie aus obigem Beispiel und Tabelle 2c zu ersehen ist, in den angegebenen Ablagen zwischen 75 und 26 Stück. — Diese Werte übersteigen wesentlich die als Grenzwerte angegebenen Zahlen (12—20) von Stitz, während sie den von Sciperovicz angegebenen Werten (19—98) ziemlich nahe kommen.

Die Anzahl der von einem ♀ jeweils abgelegten Eier nimmt ab mit der Anzahl der Ablagen selbst (siehe Beispiel). Die Anzahl der von *einem* ♀ abgelegten Eier beläuft sich nach dem Beispiel auf 151. Vergegenwärtigt man sich die Werte der Tabelle 2c und nimmt man an, daß ein jedes ♀ 3mal zur Ablage schreitet, so erhält man als *Gesamtsumme der auf ein* ♀ *entfallenden Eier etwa 150.*

C. Zur Biologie des Eies.

Das Ei von *Panorpa com.* (Abb. 3) ist unregelmäßig eiförmig. In der Projektion erscheint es elliptisch bis kreisrund. Gewöhnlich lassen sich deutlich zwei Eipole unterscheiden. Das Ei mißt in der Längsachse durchschnittlich 1,12 mm, in der größten Breite 0,85 mm. Annähernd

dieselben Werte geben an: Sziperovicz (1,3 mm lang und 0,9 mm breit) und Brauer ($^1/_2$ Linie lang und $^1/_4$ Linie breit).

Die oben angegebenen Durchschnittswerte von $1{,}12 \times 0{,}85$ mm sind aus folgender Tabelle 1 ermittelt, aus welcher auch die vorkommenden Größenunterschiede der Eier ersichtlich werden.

Tabelle 1. Maße der Eier in Millimeter.

Ei	lang	breit	Ei	lang	breit
1.	1,1	0,8	6.	1,3	1,1
2.	1,2	0,9	7.	1,1	0,8
3.	1,2	0,9	8.	0,9	0,7
4.	1,2	1,0	9.	1,3	0,9
5.	0,8	0,6	10.	1,1	0,8

Die in der Tabelle wiedergegebenen Werte beziehen sich auf Eier vom 5.—6. Entwicklungstage. Während der Dauer der Embryonalentwicklung nehmen die Eier ein wenig an Größe zu.

Das Chorion des Eies zeigt etwas komplizierte, wabenartige Struktur. Seine Färbung ist in den einzelnen Entwicklungsperioden verschieden. Unmittelbar nach der Ablage haben die Eier elfenbeinfarbenes Aussehen und sind von einem klebrigen Sekret des weiblichen Genitalsystems — vermutlich den Kittdrüsen entstammend — eingehüllt. Bei normalem Feuchtigkeitsgehalt des die Eier umgebenden Mediums trocknet dieses Sekret in etwa 2 Stunden. Dabei nehmen die Eier eine dunkle Trübung an. Mit zunehmendem Alter werden die Eier immer dunkler und zeigen am Ende der Embryonalentwicklung eine schmutzig gelbbraune Färbung des Chorions.

Infolge der Pigmentierung des Chorions ist es nicht möglich, in vivo Beobachtungen über die Entwicklung des Embryos anzustellen, von einigen undeutlichen Bewegungen des Embryos 1—2 Tage vor dem Schlüpfen abgesehen.

Die Literatur weist folgende Daten über die Entwicklungsdauer der Eier auf:

Brauer . . . . . 8 Tage
Stitz . . . . . 8—11 „
Sciperovicz . 8 (manchmal 9 oder 10) „

Die Verschiedenheit der angegebenen Daten deutet darauf hin, daß *die Dauer der Entwicklungszeit* variiert, und zwar *ist* sie, wie das Experiment bewies, hauptsächlich *von* 2 Faktoren, nämlich *Feuchtigkeit und Wärme abhängig*. Die aus eigener Untersuchung gefundenen Werte über die Dauer der Entwicklungszeit gehen aus folgenden Tabellen 2a, 2b und 2c hervor.

Tabelle 2 a. Sommer 1927.

Eigelege	Abgelegt am	Ausgeschlüpft am	Dauer der Eientwicklung in Tagen
1.	20. VII.	25. VII.	5
2.	22. VII.	28. VII.	6
3.	26. VII.	1. VIII.	6
4.	28. VII.	3. VIII.	6
5.	30. VII.	4. VIII.	5
6.	1. VIII.	7. VIII.	6
7.	2. VIII.	9. VIII.	7
8.	7. VIII.	13. VIII.	6

Tabelle 2 b. Frühjahr 1928.

Eigelege	Abgelegt am	Ausgeschlüpft am	Dauer der Eientwicklung in Tagen
1.	3. IV.	11. IV.	8
2.	4. IV.	12. IV.	8
3.	5. IV.	12. IV.	7
4.	5. IV.	13. IV.	8
5.	6. IV.	13. IV.	7
6.	10. IV.	18. IV.	8

Tabelle 2 c. Sommer 1928.

Eigelege	Zahl der Eier	Abgelegt am	Ausgeschlüpft am	Dauer der Eientwicklung in Tagen
1.	68	30. VII.	8. VIII.	8
2.	63	1. VIII.	10. VIII.	9
3.	75	2. VIII.	unbefruchtet	—
4.	60	2. VIII.	10. VIII.	8
5.	47	4. VIII.	unbefruchtet	—
6.	54	6. VIII.	13. VIII.	7
7.	57	6. VIII.	14. VIII.	8
8.	26	7. VIII.	14. VIII.	7
9.	50	10. VIII.	17. VIII.	7
10.	39	13. VIII.	21. VIII.	8
11.	31	14. VIII.	22. VIII.	8
12.	33	16. VIII.	24. VIII.	8

Im wesentlichen stimmen die gefundenen Werte mit den in der Literatur bekannten überein. Die beschleunigte Entwicklung der Eier aus Tabelle 2a mit einer Durchschnittszeit von 5—6 Tagen stellt allerdings ein Novum dar. Doch findet sich auch hierfür eine Erklärung, wenn man berücksichtigt, daß diese Zuchten in einem gleichmäßig temperierten

Raume von 22—24° C untergebracht waren, in welchem ferner große Aquarien für einen relativ hohen Feuchtigkeitsgehalt der Luft sorgten. Die übrigen Zuchten entwickelten sich unter natürlichen Bedingungen und waren den Witterungseinflüssen ausgesetzt.

Es werden auch *in natura die Eier eine Entwicklungszeit von 7—8 Tagen* haben.

Gleichmäßige Wärme und hoher Feuchtigkeitsgehalt der Luft beschleunigen ihre Entwicklung.

D. Zur Biologie der Larve.

a) Schlüpfen der Larve.

Der Schlüpfakt der Larve wird eingeleitet durch charakteristische Schlüpfwehen des Embryos, die aber infolge der Undurchsichtigkeit des Chorions nicht im einzelnen zu verfolgen sind. Doch lassen die Bewegungen des Embryos, die sich auch auf das Ei übertragen, darauf schließen, daß der Embryo unter Verlagerung seines Schwerpunktes durch Gegenstemmen des Körpers, Kopfes und der Extremitäten versucht, die im Laufe der Embryonalentwicklung brüchig und spröde gewordene Eischale zu zersprengen. Die Schlüpfwehen enden mit einem Reißen des Chorions an jenem Eipol, an welchem der Kopf der Larve gelegen ist. Hierbei treten einige Tropfen einer wasserklaren Flüssigkeit hervor (die vielleicht als Exkret der Larve oder als unverbrauchte Eisubstanz anzusehen ist). Aus dem Riß der Eischale schiebt die Larve zunächst den Kopf, sodann den ganzen Körper hervor. Der Schlüpfakt, vom Reißen des Chorions an gerechnet, nimmt eine Zeitspanne von 5—10 Minuten in Anspruch. Die Schlüpfwehen beginnen oft schon 24 Stunden vor dem Schlüpfen und wiederholen sich öfter. Eizähne, denen die Funktion von Schalensprengern zukommt, wurden nicht festgestellt.

b) Die Junglarve.

Die eben geschlüpfte Larve (Abb. 4) ist mit Ausnahme der rötlich pigmentierten Ocellen und Mandibeln ziemlich farblos und durchsichtig.

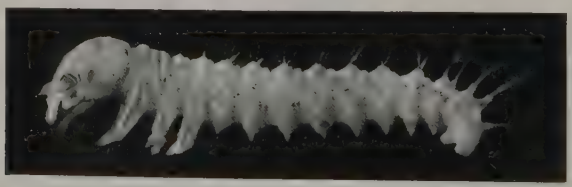


Abb. 4. Frisch geschlüpfte Larve (etwa 25 × vergr.).

Doch schon nach einer Zeit von 6—8 Stunden bei einer Durchschnittstemperatur von 18—20° C färbt sich die Larve vollkommen aus, d. h. die Schädelkapsel wird kastanienbraun. Das übrige Körperintegument

wird graugelb und verliert damit zum Teil seine Durchsichtigkeit. *Höhere Temperaturen bis 25° C und helles Licht beschleunigen die Ausfärbung der Larve, niedrige Temperaturen und Dunkelheit verlangsamen diesen Prozeß.*

Das Lärvchen, welches eben die Eischale verlassen hat, besitzt eine ungefähre Körperlänge von 2,2—2,5 mm. Kurze Zeit nach dem Schlüp-

Abb. 5. Larve, 12 Std. alt. Die Larve ist ausgefärbt. Der Mitteldarm z. T. mit Chorionmaterial gefüllt. Der gefüllte Darmabschnitt erscheint dunkel (etwa 25× vergr.).

fen vergrößert die Larve ihr Körpermaß um etwa ein Drittel, indem sie ihren Darm mit Luft auffüllt und hierdurch gleichzeitig den Körper bis auf eine Durchschnittslänge von 3—3,5 mm ausdehnt (Abb. 5).

Als erste Nahrung dient der Larve das Chorion des Eies, welches infolge seines Eiweißgehaltes einen hohen Nährwert besitzt. Binnen kurzer Zeit, etwa $^1/_2$ bis $^3/_4$ Stunden, hat die Larve die Eihülle verzehrt. Durch das immer noch etwas durchsichtige Integument erscheint der Mitteldarm der Larve etwa bis zur Hälfte von dem aufgenommenen Chorion angefüllt (Abb. 5). Nach dieser ersten Nahrungsaufnahme tritt eine Ruhe- bzw. Verdauungspause ein. Die zahlreichen *Lärvchen*, die während weniger Stunden *aus einem Gelege* schlüpfen, *bilden in ihrer ersten Lebenszeit eine Ruhe- und Fraßgesellschaft.*

c) Auffinden der Nahrung.

Nachdem die Larven diese erste noch dem Ei entstammende Nahrung verdaut haben, schreiten sie zur weiteren Nahrungsaufnahme, und zwar, wie die Laboratoriumsbeobachtungen ergaben, folgendermaßen: *Die Larven graben sich von ihrer „Geburtsstätte" einen U-förmigen Gang unter der Erde, dessen eine Öffnung unter der Nahrung liegt.* Es ist anzunehmen, daß die Larven ein sehr *ausgeprägtes Geruchsvermögen* besitzen, *welches* ihnen *diese Art der Nahrungsauffindung ermöglicht.* Allerdings kommen auch Fälle vor, wo die Larve auf dem Erdboden umhersuchend auf die Nahrung stößt.

d) Art der Nahrung.

Über die Art der Nahrung, welche die Larve in der Natur aufnimmt, ist bisher kaum etwas bekannt geworden, was in Anbetracht der verborgenen Lebensweise der Larve nicht weiter wunderlich erscheint. Aus

den Experimenten ergibt sich aber, daß die *Larve* ebenso wie die Imago *omnivor ist*, vielleicht ist ihr *Bedürfnis an animaler Nahrung noch größer als bei der Imago*. Doch gelingt es auch bei Mangel an animaler Kost, die Larve gänzlich an vegetabile Nahrung zu gewöhnen. Die Nahrung bleibt für die verschiedenen Larvenstadien dieselbe. *Bei Nahrungsmangel trat* zuweilen in größeren Larvenzuchten, die auf verhältnismäßig kleinen Lebensraum beschränkt waren, *Neigung zu Kannibalismus auf*, wobei die kleineren Larven von ihren größeren Geschwistern aufgefressen wurden — ein Umstand, dem sehr oft das unerklärliche Dezimieren der Zuchten zuzuschreiben ist.

e) Verdauung.

Die *Verdauung* der aufgenommenen Nahrung *ist* im Gegensatz zu der der Imago *intestinaler Art*. Der Larvendarm ist außer zur Zeit der Häutung stets mit größeren Nahrungspartikeln gefüllt.

f) Lokomotionsvermögen.

Allgemein *leben die Larven in den selbst gegrabenen Gängen direkt unter der Erdoberfläche*, in die sie sich bei Störungen rückwärts zurückziehen. *Auf der Erdoberfläche bewegen sie sich* normalerweise recht träge und *langsam nach Art der Spannerraupen*, ohne daß allerdings ihre mittlere Körperregion bei Bewegung stark gekrümmt wird. Wird die Larve beunruhigt, so vollführt sie unregelmäßige schlängelnde und beschleunigte Bewegungen vorwärts oder rückwärts, je nach der Richtung des sie treffenden Reizes. Bei Bewegung auf glattem Substrat dient das ausstülpbare Pygopodium als Nachschieber. Nach Staeger hat das *Pygopodium* weiterhin die Funktion, beim Graben der Larve den Larvenkörper an einem Gegenstand zu verankern, während der Kopf sondenartig die Erdpartikelchen auseinanderschiebt. Das Pygopodium *dient also der Larve als Stützpunkt bei Bewegungen.*

g) Verhalten gegen äußere Reize.

Als günstigster Lebensraum für die Larve erscheint mäßig warmer und feuchter Erdboden. Wassergesättigten Boden und ebenso trockene Erde meiden die Larven. So wurde versuchsweise eine mit Erde gefüllte Küvette durch zwei Glasscheiben in Höhe der eingefüllten Erde in drei bis nahe an die Oberfläche getrennte Kammern geteilt, welche alle mit hinreichender Nahrung versehen und mit der gleichen Anzahl von Larven besetzt wurden. Es wurde nun die eine Kammer trocken, die andere mäßig und die dritte stark feucht gehalten. Schon nach einigen Tagen zogen sich sämtliche Larven in der mittleren Kammer zusammen. Wurde ein Zuchtbehälter bis zur Sättigung mit Wasser getränkt, so erschienen die Larven fluchtartig an der Erdoberfläche. Wahrscheinlich wird durch zu starke Bewässerung die Durchlüftung des Bodens und damit auch die

Atmung der Larven behindert. — Durch diese Maßnahme gelingt es leicht, zur Zeit der Häutung in den Besitz von frisch geschlüpften Larven zu kommen, die normalerweise sich nach der Häutung so lange einige Zentimeter tief im Erdboden aufhalten, bis ihr Chitin vollkommen ausgefärbt und erhärtet ist.

Ebenso empfindlich wie gegen zu starke Feuchtigkeit sind die Larven gegen starke Erwärmung. Blieben Zuchtgefäße den Sonnenstrahlen ausgesetzt, so zogen sich die Larven zunächst in tiefere Erdschichten zurück. Sobald aber die Gefäße gleichmäßig über 25° C durchwärmt waren, erschienen die Larven an der Erdoberfläche und versuchten, aufgeregt hin- und herkriechend, die Zuchtgefäße zu verlassen. *Eine Durchschnittstemperatur von 18—20° C ist für die Zuchten am förderlichsten.* Zuchten, die bei konstanter Temperatur genannten Grades gehalten wurden, zeigten die beste Larvenentwicklung.

Gegen Lichtreize verhalten sich die Larven phototaktisch indifferent. Bei der Nahrungsaufnahme liegen die Larven sowohl auf der Erdoberfläche und direkten Lichtstrahlen ausgesetzt, als auch in dunklen Gängen unter der Nahrung. Die versteckte Lebensweise der Larven ist daher wohl eher als eine Schutzmaßnahme gegen feindliche Angriffe und zu starke Verdunstung, als eine auf negativ-phototaktischem Verhalten beruhende Erscheinung anzusehen.

Berührungsreize beantworten die Larven allgemein mit der Flucht. Können sie sich ihnen nicht entziehen, so *reagieren* sie *bei schwachen Reizen mit Verteidigungsstellung.* In der Verteidigungsstellung richten die Larven den Thorax soweit wie möglich auf, nur die Metathorakalbeine und die Abdominalbeine ruhen auf der Unterlage. Die normalerweise hypognathen Mundgliedmaßen werden in prognathe Stellung gebracht. Mit weit geöffneten Mandibeln erwartet die Larve jeden weiteren Angriff. *Auf starke mechanische Reize* — kräftiges Kneifen mit der Pinzette, Fallen aus beträchtlicher Höhe — *reagiert die Larve mit Thanatose.* Die in diesem Zustand eingenommenen Stellungen sind sehr verschieden, so z. B. schwach S-förmig gekrümmt, sichelförmig, gerade Lage auf Bauch, Seite oder Rücken usw. Der Stärke und Dauer der Reize entspricht auch die Dauer des Thanatosereflexes.

h) Häutungsvorgänge.

„Die Anzahl der Häutungen ist nicht sicher festgestellt, von *Panorpa com.* L. wurden fünf beobachtet", schreibt Stitz in der Biologie der Tiere Deutschlands von P. Schulze. Brauer und Staeger geben in ihren Untersuchungen nichts über Häutungsvorgänge an. Sziperovicz verzeichnet *4 Häutungen der Larve,* wobei aus der letzten Larvenhaut, der vierten, die Puppe schlüpft. Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit stimmen mit denen von Sziperovicz auffallend überein, trotz der be-

Tabelle 3.

Larvenstadium	Länge der Larven in mm	Häutung erfolgt nach Tagen
1.	2,2— 4	5 (6— 7)
2.	4 — 6	10 (9—12)
3.	6 — 8,5	16 (17—18)
4.	8,5—10	270

trächtlichen Unterschiede in der geographischen Lage der Beobachtungsorte. — Zu Vergleichszwecken seien die auf die Häutungsvorgänge bezüglichen Angaben von SZIPEROVICZ zusammengestellt in einer Tabelle wiedergegeben.

Über Wachstumsvorgänge und Häutung konnten in vorliegender Arbeit folgende Beobachtungen gemacht werden.

1. Stadium (Abb. 4, 5 und 6). Die Larven des 1. Stadiums haben, wie schon an anderer Stelle gesagt, nachdem sie das Ei verlassen haben, eine Größe von 2,2 bis 2,5 mm. Durch Aufpumpen des Darmes mit Luft vergrößern die Larven ihre Körperlänge bis auf 3 bzw. 3,5 mm. Diese Größe wird im ersten Larvenstadium nicht mehr wesentlich überschritten. Nach 4 bis 5 Tagen zeigen die Larven eine Größe von 4—4,5 mm. Auf diesem Entwicklungsstadium schreiten die Larven zur ersten Häutung, welche gewöhnlich am 5.—6. Tage, in einigen Fällen auch erst am 7. Tage stattfindet.

Abb. 6. Larve, 5 Tage alt, am Ende des 1. Larvenstadiums (etwa 16× vergr.).

2. Stadium (Abb. 7 und 8). Das 2. Larvenstadium dauert vom 5. oder 6. bis zum 10. Lebenstage. Larven, die sich erst am 7. Tage zum ersten Male häuteten, gehen erst mit 11 bzw. 12 Tagen in das 3. Larvenstadium über. Die Länge der Larve vom 2. Stadium schwankt zwischen 5 und 5,8 mm.

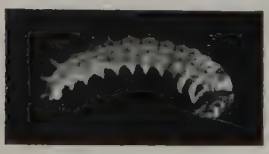


Abb. 7. Larve, 6 Tage alt, zu Anfang des 2. Larvenstadiums (etwa 5× vergr.).

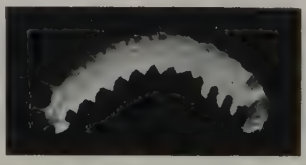


Abb. 8. Larve, 10 Tage alt, am Ende des 2. Larvenstadiums (etwa 5× vergr.).

3. Stadium (Abb. 9 und 10). Die 2. Häutung findet durchschnittlich am 10. bzw. 11. oder 12. Lebenstage statt. Bis zur nächsten Häutung gebrauchen die Larven des 3. Stadiums durchschnittlich die Zeit bis zum 15. bzw. 16. Lebenstage. Gelegentlich findet auch erst am 17. bis

18. Tage die 3. Häutung statt. Das Körpermaß der Larven dieses Stadiums beträgt 8,5—12 mm.

Abb. 9. Larve, 11 Tage alt, zu Anfang des 3. Larvenstadiums (etwa 5 × vergr.).

Abb. 10. Larve, 15 Tage alt, am Ende des 3. Larvenstadiums (etwa 5 × vergr.).

4. Stadium (Abb. 11 und 12). Dieses letzte Entwicklungsstadium der Larve reicht von der 3. Häutung bis zur Verpuppung, d. h. der 4. Häutung. In Tabelle 4 sind diese Daten etwas übersichtlicher zusammengestellt.

Tabelle 4.

Larvenstadium	Länge der Larven in mm	Häutung erfolgt nach Tagen
1.	2,2— 4,5	5—6 (7)
2.	5 — 8,5	10 (11 oder 12)
3.	8,5—12	15—16 (17 oder 18)
4.	12 —16	vor der Verpuppung

Die selten vorkommenden Werte stehen in ( ).

Aus den Angaben von Szıperovicz geht leider nicht hervor, auf welchen Zustand des Larvenkörpers sich die mitgeteilten Maße beziehen. Die vom Verfasser angegebenen Werte entsprechen der größten Länge, welche die Larve bei kriechender Bewegung erreicht. Es sei noch erwähnt, daß die mit den Häutungsvorgängen in Zusammenhang wiedergegebenen Beobachtungen an Zuchten gemacht wurden, die unter natürlichen Verhältnissen standen, d. h., den Witterungseinflüssen zugänglich waren.

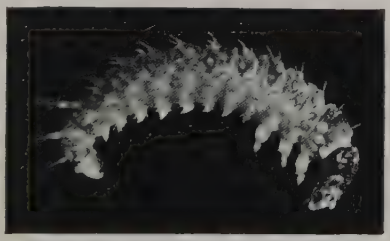


Abb. 11. Larve, 15 Tage alt, zu Anfang des 4. Larvenstadiums (etwa 5 × vergr.).

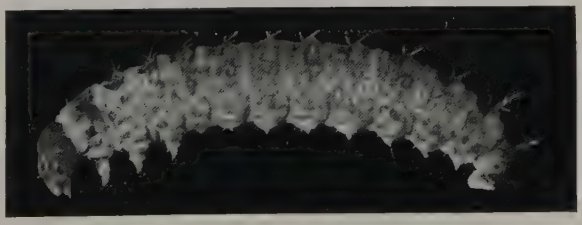


Abb. 12. Vollentwickelte Larve, 27 Tage alt (etwa 5 × vergr.).

Um die Wachstumsvorgänge und Häutungen einer Serie von 10 Larven vom Anfang der Entwicklung bis zum Erwachsensein genau kennenzulernen, wurden 10 Larven in genügend großem Lebensraum bei reichlicher Fütterung im Freien aufgezogen, und

sämtliche Tiere alle 2 Tage gemessen und auf ihren Häutungszustand untersucht. Die hierbei gewonnenen Daten sind in Tabelle 5 wiedergegeben, an Hand deren es möglich ist, sich über Wachstum, Häutung und auch Schwankungen, denen diese Prozesse unterliegen, zu informieren.

In einem weiteren Experiment wurde der Versuch gemacht, die Beziehungen zwischen Nahrungsaufnahme und Häutung zu klären. Zu diesem Zwecke wurde täglich das Gewicht von 10 Larven festgestellt.

1. Stadium. 10 Larven wiegen kurz nach dem Schlüpfen 0,0035 g. Eine Larve demnach 0,35 mg. Im Laufe der ersten 5—6 Tage vermehrt sich das Gewicht um das 5—6fache. Die auf diese Weise bis zum Äußersten gedehnte Larvenhaut gestattet keine weitere Nahrungsaufnahme, bevor sich die Larve nicht gehäutet hat. *Eine Larve, die nicht vor der Häutung steht, kennzeichnet sich dadurch, daß ihr Kopf.* der zu Beginn eines jeden Larvenstadiums ebenso breit ist wie der Rumpf, am Ende des jeweiligen Entwicklungsstadiums *von der Breite des Rumpfes oft um das Doppelte übertroffen wird.* Die einzelnen Segmente sind vollkommen prall. Auch die Intersegmentalhäute sind stark auseinandergezogen. Der Kopf macht den Eindruck, als sei er viel zu klein für den aufgetriebenen Körper (vgl. Abb. 6, 8, 10 und 12). In diesem Zustand stellt die Larve die Nahrungsaufnahme, der sie sonst intensiv obliegt, ein und zieht sich etwa 2—3 cm tief unter die Erdoberfläche zurück. Dabei benutzt sie nicht die schon bestehenden Nahrungsgänge, sondern gräbt sich für die Häutung einen besonderen Gang. Bei der Häutung zieht die Larve zunächst den Kopf aus dem alten Integument zurück und bringt dadurch die dorsalen Nähte des Kopfes und der Cervicalregion zum Reißen. Durch den entstandenen Riß wird der Kopf hindurchgesteckt, und versucht, auch den übrigen Körper hindurchzuziehen. Hierbei reißt die Dorsalnaht des Thorax bis auf den Metathorax auf. Erst dann ist es der Larve möglich, auch Thorax und Abdomen zu befreien. Während der nun folgenden 24 Stunden bleibt die Larve in ihrem unterirdischen Versteck verborgen, bis sich die zunächst weiche Chitindecke des ganzen Körpers ausgefärbt und erhärtet hat.

2. Stadium. Nach abgeschlossenem Häutungsprozeß geht die Larve sofort daran, ihren vor der Häutung entleerten Darm wieder aufzufüllen. Daher das Aufschnellen des Gewichts von 1,5 bzw. 1,8 auf 2,6 mg am 1. Tage nach der Häutung. Am 10. Tage, nachdem das Körpergewicht von 4,4 mg erreicht ist, wird die Nahrungsaufnahme wieder eingestellt, der Darm entleert und die 2. Häutung eingeleitet.

3. Stadium. Das Anfangsgewicht beträgt 6,1 mg. Am 15. Tage erreicht die ausgewachsene Larve des 3. Stadiums ein Höchstgewicht von 14,2 mg.

4. Stadium. Das Anfangsgewicht beträgt 18,2 mg am Tage nach der Häutung. Am 27.—30. Tage ist die Larve ausgewachsen und hat ein

Tabelle 5.

Gemessen	Larve[1] 1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Durchschnittsgröße in mm	Bemerkungen
nach dem Schlüpfen	2,2	2,2	2,4	2,3	2,5	2,2	2,3	2,2	2,3	2,4	2,3	Die Larven
am 2. Lebenstag	3,2	3,5	3,0	3,3	3,1	3,4	3,3	3,0	3,2	3,3	3,23	befinden sich sämtlich noch
„ 4. „	3,9	4,3	4,2	4,5	4,1	3,9	3,7	3,8	4,2	4,4	4,1	im 1. Stadium
„ 6. „	5,4	6,0	5,3	4,5	5,0	5,2	4,4	6,1	5,3	5,5	5,27	2 Larv. 1. Stad., Rest 2. Stad.
„ 8. „	6,0	6,5	6,0	6,8	8,0	7,0	6,0	6,5	7,0	7,5	6,73	Alle Larven 2. Stadium
„ 10. „	9,5	9,0	8,0	7,0	7,5	9,5	7,5	9,0	8,5	9,0	8,5	4 Larv. 2. Stad., Rest 3. Stad.
„ 12. „	12,0	8,5	7,0	10,0	8,5	11,0	10,0	9,0	8,0	8,5	9,25	1 Larv. 2. Stad., Rest 3. Stad.
„ 14. „	10,5	12,0	10,5	11,0	12,0	11,0	12,0	9,5	11,0	11,0	11,05	Alle Larven 3. Stadium
„ 16. „	15,0	13,0	15,0	15,0	13,5	12,0	14,0	14,0	11,0	13,0	13,55	3 Larv. 3. Stad., Rest 4. Stad.
„ 18. „	13,0	14,0	16,0	16,0	16,0	15,0	12,0	16,0	15,0	16,0	14,80	Alle Larven 4. Stadium
„ 20. „	Die Larven haben alle eine durchschnittliche Länge von 15—16 mm											
„ 22. „	Keine weitere Größenzunahme											
„ 24. „												
„ 26. „	Die Larven haben zwar ihre größte Länge erreicht, beginnen nun aber ihre Segmente stark im Umfang zu dehnen											
„ 28. „	Wie am 26. Lebenstag											
„ 30. „	Einstellen der Nahrungsaufnahme											

[1] Die Larven wurden nicht immer in derselben Reihenfolge gewogen.

Durchschnittsgewicht von 43,7 mg erreicht. Das Anfangsgewicht, welches die Larve beim Schlüpfen aus dem Ei aufwies, ist somit auf dem höchsten Entwicklungsstadium um das 125fache vergrößert.

Merkwürdig ist, wie aus Tabelle 6 ersichtlich, daß während des 4. Stadiums eine Ruhepause in der Nahrungsaufnahme am 22.—24. Tage einsetzt. Es hat fast den Anschein, als wenn der 5tägige Häutungsrhythmus der Larve innewohnt, und letztere am 6. Tage des Stadiums eine nochmalige Häutung einleiten will und aus diesem Grunde die Nahrungsaufnahme bis auf ein Minimum herabsetzt. Da nun aber doch keine weitere Häutung eintritt, beginnt wieder eine neue Fraßperiode, welche die Larve in einigen Tagen auf den höchsten Entwicklungszustand bringt.

Tabelle 6.

Tag der Wägung	Gewicht von 10 Larven in mg	Gewichtszunahme in mg	Tag der Wägung	Gewicht von 10 Larven in mg	Gewichtszunahme in in mg
1. Lebenstag	3,5	—	15. Lebenstag	142,0	13,0
2. „	5,4	1,9	16. „	182,0	40,0
3. „	7,0	1,6	17. „	199,0	8,0
4. „	10,0	3,0	18. „	224,0	10,0
5. „	15,0	5,0	19. „	247,0	47,0
6. „	18,0	3,0	20. „	280,0	33,0
7. „	26,0	8,0	21. „	283,0	3,0
8. „	34,5	8,5	22. „	285,0	2,0
9. „	42,0	7,5	23. „	289,0	4,0
10. „	44,0	2,0	24. „	290,0	1,0
11. „	61,0	17,0	25. „	345,0	45,0
12. „	80,0	19,0	26. „	391,0	46,0
13. „	107,0	27,0	27. „	437,0	46,0
14. „	129,0	22,0			

Zusammenfassend sei über die Beziehungen zwischen Häutung, Gewichts- und Größenzunahme folgendes *gesagt:*

Das Längenwachstum der Larve erfolgt nur in dem *zwischen zwei Häutungen* liegenden Lebensabschnitt. — Der Larvenkörper zeigt also ein langsames Wachstum vom Verlassen des Eies bis zur voll entwickelten Larve, im Gegensatz zu Insektenlarven mit starrem Chitinskelett, deren ruckartiges Wachstum sich nur auf die Zeit des Häutungsprozesses beschränkt. Es kann sogar beobachtet werden, daß die Larven von *Panorpa com.* nach der Häutung eine etwas geringere Körpergröße besitzen als vor derselben (vgl. Abb. 9 und 11). In diesem Fall nehmen die einzelnen Körpersegmente an Länge ab, aber an Umfang zu. Würde man das Wachstum der Larve graphisch darstellen, so erhielte man eine langsam ansteigende gerade Linie.

Ein *ruckartiges Wachstum zeigt allein der Kopf der Larve*, dessen äußere Hülle nach der Häutung einen starren Chitinpanzer darstellt, und dessen Vergrößerung darum nur während der Häutung vor sich gehen kann.

Anders liegen die Verhältnisse bezüglich der Gewichtszunahme der Larve. Man beobachtet ein *schnelles Ansteigen des Körpergewichtes der Larve am Tage nach der Häutung*, welches durch das Wiederauffüllen des vor der Häutung entleerten Darmtraktus bedingt wird. Die in den ersten Tagen nach der Häutung einsetzende starke *Gewichtszunahme wird gegen Ende des betreffenden Larvenstadiums wieder geringer.*

i) Das Präpupalstadium.

Ungefähr am 10.—12. Tage des 4. Larvenstadiums ändert die Larve ihre Lebensgewohnheit. Die *Nahrungsaufnahme*, welcher fast die ganze frühere Lebenszeit der Larve gewidmet war, *wird eingestellt.* Die Larven selbst halten sich, unruhig und gegen jede Störung sehr empfindlich, noch in der Nähe ihrer Fraßplätze auf. Zumeist stecken sie in ihren Gängen, aus denen der Kopf etwas hervorragt. Die Reizbarkeit der Larven zeigt sich deutlich darin, daß sie bei gegenseitiger Störung wild um sich beißen und nicht selten hierbei zu Schaden kommen. Überhaupt ist dieser Zustand der Larven im *Präpupalstadium die für die Zuchten kritische Periode.* Große Verluste an Larvenmaterial sind kaum zu verhindern.

Nach einer Lebenszeit von etwa 45 Tagen graben sich die Larven 4—5 cm tiefe Gänge unter die Erdoberfläche, an deren tiefsten Punkt sie *ihre Puppen- bzw. Larvenwiege* herstellen. Der Zeitpunkt, an welchem das die Larvenwiege darstellende Tönnchen gebildet wird, ist verschieden. Die Larven verschieben diesen Termin, je nachdem sich der Wassergehalt des Bodens für den Bau des Tönnchens als günstig herausstellt oder nicht. *Im allgemeinen sind aber die Larven an ihrem 60. Lebenstage im Tönnchen anzutreffen.*

Die Larven- bzw. Puppenwiege (Abb. 13) ist ein im Innern spindelförmig ausgehöhltes Erdtönnchen. Die Innenseite des Tönnchens ist glattwandig. Szipérovicz vermutet, daß die Larve mit Hilfe ihres Speicheldrüsensekrets die Erdkrume verdichtet. An dem oberen Pole, welchem stets der Kopf der eingekrümmten Larve zugekehrt ist, wird das Tönnchen durch einen Deckel verschlossen, der leicht von innen aus dem Tönnchen herauszudrücken ist. Durch die Mitte des Deckels führt ein kleiner Kanal in das Innere des Tönnchens, welcher der Larve die notwendige Atemluft zuleitet.

Abb. 13. Larven- bzw. Puppentönnchen von oben und seitlich gesehen (etwa nat. Größe).

Es sei hierbei erinnert an das Gespinsttönnchen, in dem *Eriogaster lanestris* die Larvenruhe verbringt. Auch dieses zeigt einen ähnlichen Durchgang wie bei *Panorpa com.* Allerdings fehlt dem Kanal des *Eriogaster*-Tönnchens die praktische Bedeutung, die ihm zweifellos in der Durchlüftung der *Panorpa*-Larvenwiege zukommt.

Das Lumen des spindelförmigen Tönnchens ist etwa 80 mm lang und 25 mm im Durchmesser breit.

Die Zeit, welche die Larve als Präpupalstadium zubringt, ist verschieden lang. Sollen die Larven erst im jeweils nächsten Jahre schlüpfende Imagines liefern, so beträgt diese Zeit 8—9 Monate. Bringen die Larven aber eine zweite Jahresgeneration hervor, so verkürzt sich die Ruheperiode der Larve auf 10—15 Tage. Die Menge von Reservestoffen, welche die Larven während ihrer Ruhezeit zur Aufrechterhaltung der Lebensenergie verbrauchen, ist eine recht beträchtliche; so verliert z. B. die Larve während der Winterruhe nahezu $^2/_5$—$^1/_2$ der Körpersubstanz, die sie auf dem Höhepunkt ihrer Entwicklung besaß.

k) Morphologische Unterscheidungsmerkmale der verschiedenen Larvenstadien.

Ein einwandfreies Merkmal, den jeweiligen Häutungszustand der Larve zu erkennen, stellt ihre Kopfgröße dar. Weder die Körperlänge noch das Gewicht der Larve sind als diagnostisches Merkmal dieser Art zu gebrauchen, da die verschiedenen Larvenstadien durch Übergangsformen an Körperlänge und Gewicht miteinander verbunden sind. Allein *die Kopfgröße ist nach jeder Häutung der Larve eine andere und bleibt infolge der starken Chitindecke des Larvenkopfes während des betreffenden Stadiums unverändert.* Die Kopfmaße der verschiedenen Larvenstadien gehen aus Tabelle 7 hervor.

Tabelle 7.

Larvenstadium	Kopf in mm		Zahl der Spirakel des Thoraxstigmas
	lang	breit	
1.	0,8	0,6	10 (9—11)
2.	1,0	0,75	18 (17—21)
3.	1,3	1,0	28 (27—31)
4.	1,9	1,4	♂ 37 (38—39)
			♀ 39 (40—42)

Sziperovicz gibt als weiteres Merkmal zur Unterscheidung der verschiedenen Larvenstadien die Anzahl der Spirakel des Prothorakalstigmas an. Diese Angaben sind ebenfalls in Tabelle 7 zusammengestellt. Eine Nachprüfung der von Sziperovicz angegebenen Charakteristika erfolgte nicht. Sie kommen im übrigen auch kaum für Beobachtungen

am lebenden Objekt in Frage, während die Kopfgröße des lebenden Tieres schon mit freiem Auge eine Bestimmung des betreffenden Larvenstadiums ermöglicht (hierzu vgl. Abb. 14a, b, c und d).

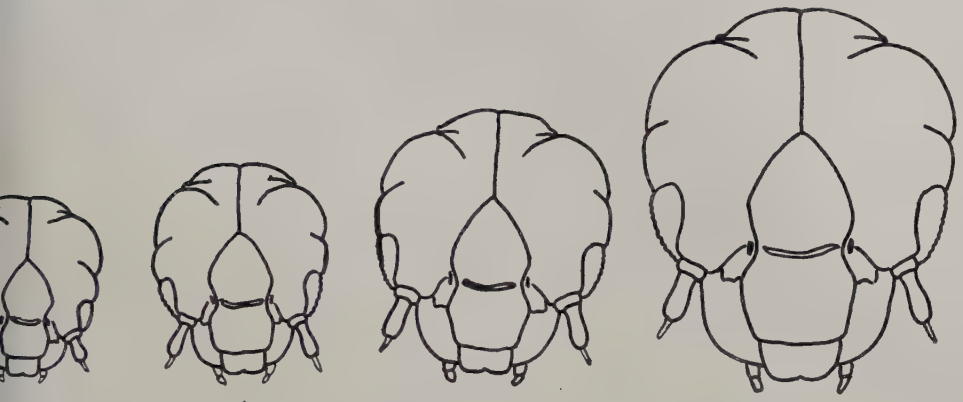


Abb. 14. Larvenköpfe (Schema) (etwa 55× vergr.). a 1., b 2., c 3., d 4. Stadium.

E. Zur Biologie der Puppe.

Nach Ablauf der Larvenruhe schlüpft bei der 4. Häutung aus der Larvenexuvie die Puppe (Abb. 15a und b). Der Häutungsvorgang voll-

Abb. 15. Puppen (etwa 5× vergr.). a ♂, b ♀.

zieht sich in ähnlicher Weise wie bei der Larve. Jedoch kriecht die Puppe nicht ganz aus der Larvenhaut heraus, sondern schiebt, nachdem sie den Kopf befreit hat, den Larvenbalg mit den langen Extremitäten

über Thorax und Abdomen bis an die Spitze des letzteren herunter. Hier bleibt die zusammengeschobene Larvenhaut an dem gekrümmten Hinterleibsende hängen.

Das Integument der Puppe ist elfenbeinfarben und bis auf die Mandibeln pigmentlos. Die Puppe ist ebenso wie die Larve im Präpupalstadium äußerst reizbar. Jeden, auch den geringsten Reiz, sei es Berührung oder Erschütterung, beantwortet die Puppe mit schlagenden Bewegungen des Abdomens, die oft so heftig werden können, daß dabei die Puppe von einer Körperseite auf die andere fällt.

Um die Dauer der Puppenruhe und das Schlüpfen zu beobachten, wurden im Präpupalstadium befindliche Larven aus dem Tönnchen präpariert und in kleinen, zur Hälfte mit Fließpapier ausgelegten und mit lockerem Wattebausch verschlossenem Präparatgläschen gehalten. Die Gläschen wurden in einem zum Teil mit Erde angefüllten Behälter aufbewahrt, der gegen starke Verdunstung geschützt und an dunkler Stelle aufgestellt war. Diese Zuchtmethode, die einigermaßen natürlichen Bedingungen angepaßt ist, gestattet es, die Larven auch im Präpupalstadium und die Puppen während ihrer Entwicklung gut zu beobachten.

So konnte als Dauer der Puppenruhe eine Durchschnittszeit von $11^1/_2$ Tagen für das ♂, und von $12^1/_2$ Tagen für das ♀ festgestellt werden.

Sziperovicz gibt als Puppenruhe an: 19 Tage beim ♂ (bzw. 18—20) und 21 Tage beim ♀ (bzw. 23). Hier liegen also wiederum ziemlich erhebliche Beobachtungsunterschiede vor, während die Untersuchungen über Larvenstadien, Häutungen usw. mit denen von Sziperovicz einigermaßen übereinstimmen. Die Schwankungen, denen die Dauer der Puppenruhe unterliegt, erhellen aus dem in Tabelle 8 wiedergegebenem Beobachtungsprotokoll.

Am Ende der Puppenruhe, etwa 2 Tage vor dem Schlüpfen der Imago, werden in dem äußeren Chitinskelett der Imago Pigmente abgelagert. Pigmentflecken der Flügel und des übrigen Körpers, Haare, usw. sind unter der durchsichtigen Puppenhaut deutlich zu erkennen.

In der dem Schlüpftage vorhergehenden Nacht verlassen die Puppen ihre Wiege, nachdem sie den präformierten Deckel aus dem Tönnchen herausgesprengt haben. Sie arbeiten sich durch den Erdboden, bis der Kopf aus der Erdoberfläche herausragt. Bei der Häutung platzt wiederum die dorsale Mediannaht des Kopfes und des Thorax, und durch den entstandenen Riß verläßt die junge Imago die bis zum Kopf in der Erde steckende Puppenhaut. Die Schlüpfzeiten der Imago liegen immer in den frühen Morgenstunden. Diese Tatsache legt die Vermutung nahe, daß bei der Imago von *Panorpa com.* eine tageszeitliche Konstanz in den Schlüpfterminen besteht, und daß die Imago ein gewisses zeitliches

Tabelle 8.

Puppe	Verpuppt am	Geschlüpft am	Geschlecht	Dauer der Puppenruhe in Tagen
1.	10. IV.	21. IV.	♀	11
2.	12. IV.	24. IV.	♂	12
3.	15. IV.	27. IV.	♂	12
4.	15. IV.	28. IV.	♂	13
5.	17. IV.	30. IV.	♂	13
6.	19. IV.	30. IV.	♂	11
7.	25. IV.	5. V.	♂	10
8.	26. IV.	6. V.	♀	10
9.	1. V.	11. V.	♂	10
10.	3. V.	14. V.	♀	11
11.	3. V.	14. V.	♂	11
12.	4. V.	16. V.	♂	12
13.	4. V.	16. V.	♀	12
14.	10. V.	20. V.	♀	10
15.	12. V.	23. V.	♂	11
16.	13. V.	25. V.	♂	12
17.	26. V.	7. VI.	♀	12
18.	27. V.	7. VI.	♂	11
19.	27. V.	8. VI.	♀	12
20.	27. V.	9. VI.	♀	13
21.	28. V.	9. VI.	♂	12
22.	28. V.	9. VI.	♀	12
23.	28. V.	9. VI.	♀	12
24.	30. V.	11. VI.	♀	12
25.	13. VI.	26. VI.	♀	13
26.	13. VI.	26. VI.	♀	13

Orientierungsvermögen, welches durch optische Reize vermittelt sein kann, besitzt. Ungefähr 2—4 Stunden nach dem Schlüpfen ist die junge Imago ausgefärbt und flugfertig.

Literaturverzeichnis.

Brauer: Über die Larve von *Panorpa communis*. Verh. zool.-bot. Ver. Wien **1**, 23 (1851). — Entwicklungsgeschichte der *Panorpa communis*. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. **7**, 408 (1851). — **Felt:** The Scorpion Flies. 10. Rep. New York State **1894, 1896**, 463. — **Heymons** und **v. Lengerken:** Studien über die Lebenserscheinungen der Silphini. I. *Silpha obscura* L. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **6**, H. 2. — **Miyake:** The Life-History of *Panorpa klugi* McLachl. J. Coll. Agricult. imp. Univ. Tokyo **2**, 183 (1910). — **Sziperovicz:** Biologie und Lebenszyklus von *Panorpa communis* L. Rev. Russe d'Entomol. **19**, 27 (1925). — **Stäger:** Beitrag zur Biologie der Skorpionsfliege. Soc. Entomol. **32**, 15, 20, 25.

Weitere Literaturangaben siehe: **Schulze:** Biologie der Tiere Deutschlands: *Mecoptera*.

II. ZUR MORPHOLOGIE UND POSTEMBRYONALEN ENTWICKLUNG DES KOPFSKELETTS VON PANORPA COMMUNIS L.

Inhaltsverzeichnis. Seite

I. Einleitung 26
II. Zur Morphologie und postembryonalen Entwicklung. 27
1. Material und Technik 27
2. Geschichtlicher Rückblick auf die Untersuchungen des Kopfskeletts der Insekten 27
A. Das Kopfskelett der Larve 29
B. Das Kopfskelett der Puppe 44
C. Das Kopfskelett der Imago 53
III. Zusammenfassung 64
IV. Erklärung der Abkürzungen. 66
V. Literaturverzeichnis 67

I. Einleitung.

Wohl keine der selbständigen Insektenordnungen ist bisher so wenig Gegenstand wissenschaftlicher Erörterungen gewesen wie die der Panorpaten. Während von fast allen Insektenordnungen die charakteristischen Vertreter nach den verschiedensten Disziplinen eingehend bearbeitet sind, fehlen merkwürdigerweise noch immer über die Panorpaten umfassendere Studien. Dieser Mangel zeigt sich deutlich in der recht „zweifelhaften" Stellung, welche die Panorpaten im entomologischen System einnehmen, und in der großen Verschiedenheit der Auffassungen über die phylogenetische Bedeutung der Panorpaten als Ausgangsform für einen Teil unserer rezenten Insektenfamilien. Diese Schwierigkeit der systematischen Eingruppierung und phylogenetischen Bewertung läßt sich aber erst dann mit Erfolg überwinden, wenn vor allem die morphologischen Untersuchungen so weit gefördert sind, daß ihre Ergebnisse mit denen über andere Formen verglichen werden können.

Einen guten Anfang hat auf dem Gebiete der morphologischen Untersuchung Stitz über das Genitalsystem der Panorpaten gemacht. Auch Otanes bringt in seinen Untersuchungen über das Kopfskelett der Panorpaten weitere Fortschritte. Allerdings stimmen letztere nicht allgemein mit den Ergebnissen dieser Arbeit überein, und vor allem beschränkt sich Otanes leider nur auf die Untersuchung des imaginalen Kopfes. Für eine phylogenetische Beurteilung ist aber unbedingt auch die Kenntnis von Larve und Puppe notwendig. Darum ist in der vorliegenden Arbeit der Versuch gemacht, eine möglichst eingehende Kenntnis der postembryonalen Entwicklung des Kopfskeletts von *Panorpa com.* zu vermitteln, und somit einen Beitrag zur allgemeinen Kenntnis der Panorpaten zu liefern, welcher geeignet ist, weiteren Untersuchungen über systematische Eingliederung und phylogenetische Bedeutung dieser Insektenordnung den Weg zu ebnen.

II. Zur Morphologie und postembryonalen Entwicklung des Kopfskeletts.

1. Material und Technik.

Das zur Untersuchung dienende Material von Larven, Puppen und Imagines wurde größtenteils in 96%igem Alkohol fixiert. Die Anwendung von spezialisiertem Fixierungsmittel war nicht nötig, soweit sich die Untersuchungen nur auf das nichtschrumpfende Chitinskelett bezogen. Vor der Untersuchung wurde das Material kurze Zeit (etwa 5 Minuten) in heißer 5%iger Kalilauge mazeriert, darauf unter fließendem Wasser ausgewaschen und das eventuell im Kopf zurückgebliebene Tracheensystem vorsichtig mit einem feinen Pinsel entfernt. Die Untersuchung erfolgte nach Überführung des Untersuchungsobjekts in 96%igen Alkohol unter dem Binokular. Auch die Präparationen wurden unter dem Binokular vorgenommen. Reichten die binokularen Beobachtungen nicht zur Klärung der anatomischen Verhältnisse, so wurden Kanadabalsampräparate hergestellt und mikroskopisch untersucht. Allerdings hatten diese Präparate gegenüber dem Alkoholmaterial den Nachteil, daß durch das beschwerende Deckglas leicht Veränderungen der natürlichen Lageverhältnisse der Organe und Teile des Kopfes zueinander hervorgerufen, und nur schwach pigmentierte Untersuchungsobjekte oft zu stark aufgehellt wurden. Als Färbungsmittel zu stark durchsichtiger Objekte zum Zwecke mikroskopischer Bearbeitung erwiesen sich in Wasser gesättigte Pikrinsäure, alkoholische Lichtgrünlösung und 5%ige Säurefuchsinlösung als sehr geeignet. — Zur Klärung der Beziehungen zwischen Kopfskelett und inneren Organsystemen mußten Schnittserien hergestellt werden. Dazu wurden frisch gehäutete bzw. geschlüpfte Larven, Puppen oder Imagines mit heißer Carnoylösung fixiert. Die 5 μ dicken Schnitte wurden in Hämatoxylin Delafield in Kombination mit Orange G oder Eosin gefärbt. — Die Konturen der nach den Präparaten hergestellten Zeichnungen wurden unter Zuhilfenahme des Abbeschen Zeichenapparates angefertigt.

2. Geschichtlicher Rückblick auf die Untersuchungen des Kopfskeletts der Insekten unter Berücksichtigung der segmentalen Zugehörigkeit.

Das Kopfskelett der Insekten besteht aus einer Anzahl von Segmenten, die teils mehr, teils weniger fest miteinander verwachsen sind. Sie bilden in ihrer Vereinigung die Schädelkapsel und deren Anhänge. Über die Anzahl der Segmente, die zur Bildung des Insektenkopfes beitragen, ist lange gestritten worden, und auch heute noch ist der Widerstreit der Meinungen über dieses Problem nicht beendet. — Die ersten Forscher, die sich mit dem Studium des Insektenkopfes beschäftigten, waren Fabricius, Kirby, Savigny, Edwards, Strauss-Dürkheim, Burmeister. Sie analysierten den Insektenkopf im wesentlichen nach rein vergleichend-morphologischen Gesichtspunkten, wobei sie zum Teil bei ihren Deutungen und Bezeichnungen auf den Verhältnissen des Vertebratenkopfes fußten. So ist es verständlich, daß zuerst phylogenetisch bedeutungsvolle Ele-

mente übersehen und noch kein klares Bild von der Anzahl der an der Kopfbildung beteiligten Segmente gewonnen wurde, zumal phylogenetisch wichtige Embryonalanlagen als *solche* beim fertigen Insekt nur selten oder schwach hervortreten. Diese Verwischung ursprünglicher Verhältnisse hat ihren Grund darin, daß große Teile des Insektenkopfes ganz oder fast ganz zurückgebildet, andere auf Kosten der reduzierten Bezirke in ihrer Ausbildung gesteigert wurden.

In dieser Zeit der ersten Anfänge wissenschaftlicher Entomologie hatte man von dem Schädel der Insekten nur die unklare Vorstellung, daß er ähnlich wie der ganze Insektenkörper aus verschiedenen Segmenten zusammengesetzt sei. Savigny erkannte zuerst, daß die Anhänge des Kopfes gleichwertig seien mit den Extremitäten des Thorax und somit einem jeden Paar von Kopfanhängen ein besonderes Segment als Träger zukomme. So gelangte er zu dem Resultat, daß der Insektenkopf sich aus vier Segmenten zusammensetze, dem *Antennal-, Mandibular-, 1. Maxillar- und 2. Maxillar- oder Labialsegment.*

Zur Lösung des Problems der segmentalen Gliederung des Insektenkopfes machte Edwards einen weiteren bedeutungsvollen Schritt, indem er die Fazettenaugen als ein weiteres Paar von Anhängen den vier von Savigny erkannten hinzufügte und ein ihm zugehöriges *Ocularsegment* forderte. Er stützte seine Vermutung mit dem Hinweis auf die gestielten Augen der Crustaceen, die ja auch tatsächlich leicht als Anhänge gedeutet werden konnten. Da solche beweglichen Stielaugen bei den Insekten nun aber nicht vorkommen, so ist diese Deutung der Fazettenaugen als Kopfanhänge noch heute sehr umstritten. Aus gleichen Erwägungen heraus wurde auch von Edwards' Zeitgenossen zum Teil die Existenz des Ocularsegments abgelehnt. — Zusammenfassend kann gesagt werden, daß es das Verdienst der oben genannten Forscher ist, den Grundstein unserer Kenntnis auf diesem Gebiete der Entomologie gelegt zu haben. Es war von ihnen der Beweis erbracht, daß mindestens vier Segmente zur Bildung des Insektenkopfes beitragen. Das Vorhandensein eines 5. (Ocular-)Segmentes mußte Vermutung bleiben.

Diese erste Periode der Insektenkopfforschung, die ungefähr in die ersten drei Jahrzehnte des vorigen Jahrhunderts fällt, war hauptsächlich der Untersuchung der gröberen Morphologie der Insekten gewidmet. Die darauffolgende zweite Periode brachte neben feineren morphologischen Studien des Insektenkörpers vor allem auch eine tiefere Erforschung der phylogenetischen Verhältnisse, sowie eine Klärung der embryonalen wie postembryonalen Entwicklung. Während dieser Epoche, die sich bis in unsere Tage erstreckt, haben sich hervorragende Forscher, wie Bütschli, Brandt, Packard, Wheeler, Uzel, Folsom, Viallanes, Korschelt, Heider, Comstock, Kochi, Crampton u. a. an der entomologischen Forschung beteiligt. Im besonderen wurde nunmehr die Morphologie des Insektenkopfes auch nach phylogenetischen Gesichtspunkten untersucht. Dabei wurden die Ergebnisse früherer Forschung bestätigt und die Existenz von neu erkannten Kopfsegmenten nachgewiesen.

In seinen Arbeiten über die Embryologie der Honigbiene fand Bütschli als erster ein (drittes) Segment oder Metamer zwischen Antennen und Mandibeln gelegen. Ein Vergleich dieser auch bei Embryonalstadien nur noch rudimentären Anlage mit dem dritten Kopfsegment der Crustaceen, welches bei letzteren die zweiten Antennen trägt und bei den Trilobiten noch mit Spaltfüßen versehen ist, ließ den Schluß zu, daß auch bei den Insekten dieses zweite Antennensegment ursprünglich vorhanden war und als *Prämandibular- oder Interkalarsegment* in den Insektenkopf einbezogen wurde.

Die Untersuchung von Viallanes über das Nervensystem der Arthropoden bestätigten die Theorie Bütschlis über das Interkalarsegment. Viallanes stellte eine ursprüngliche Zusammensetzung des Gehirns bzw. Unterschlundganglions aus drei primären Nervenknoten fest, die er als Proto-, Deutero- und Trito-

cerebralganglien bezeichnete. Er wies nach eine Innervation der Fazettenaugen und Ocellen durch das erste, eine solche der Antennen durch das zweite und die des Labrums durch das dritte Ganglion. Da jedes ursprüngliche Segment von einem besonderen Nervenknoten innerviert wird, so war durch VIALLANNES' Forschungen das Vorhandensein eines Ocularsegments, das schon, wie oben erwähnt, von EDWARDS gefordert wurde, bestätigt. Da ferner durch das Tritocerebralganglion bei den Crustaceen die zweiten Antennen innerviert sind, stand einer Homologisierung des BÜTSCHLIschen Prämandibular- oder Interkalarsegments, das ebenfalls vom Tritocerebrum innerviert wird, mit dem zweiten Antennensegment der Crustaceen nichts mehr im Wege.

Dieser seitdem ziemlich allgemein anerkannten Auffassung von sechs Segmenten des Insektenkopfes steht die Theorie von einem 7. Segment, dem *Superlingualsegment* gegenüber, die allerdings keineswegs auf fester Grundlage beruht. Diese Theorie geht auf UZEL zurück, der den Hypopharynx als einen Bestandteil eines bei den Apterygoten noch deutlich sichtbaren Segments zwischen den Mandibeln und den Maxillen beschrieb. FOLSOM unterstützte die Ansicht UZELS wirksam, indem er einen diesem Segment zugehörigen Nervenknoten aufdeckte, der zwischen dem Mandibular- und den Maxillarsegmenten gelegen ist. FOLSOMS Beweisführung für die Existenz des Superlingualsegments hat vielfach Anerkennung gefunden. In neuerer Zeit schließen sich ihr vor allem BÖRNER, COMSTOCK usw. an, während andere, wie CRAMPTON, SCHRÖDER, die Existenz dieses Segments leugnen.

A. Das Kopfskelett der Larve.

Es ist zweckmäßig, bei der Untersuchung des Kopfskeletts mit dem Larvenkopf zu beginnen und von hier zur Puppe und Imago weiterzugehen. Der Grund, der es nahelegt, diesen Untersuchungsweg einzuhalten, ist folgender: Die Larve von *Panorpa com. L.* stellt einen viel ursprünglicheren Entwicklungstypus dar als die höher differenzierte Puppe und Imago. Es wird darum auch leichter sein, die zum Teil verwickelten Verhältnisse am pupalen und imaginalen Kopf zu verstehen und ihre charakteristischen Grundelemente auch in der vom Typus des Larvenkopfes abweichenden Anordnung zu identifizieren, wenn man die Kenntnis des Bauplans des larvalen Kopfes voraussetzt.

Der Kopf der Larve ist kurz und gedrungen, die Schädelkapsel (Cranium) ventral abgeplattet, dorsal halbkugelförmig gewölbt. Die an das Cranium ansetzenden Mundwerkzeuge verschmälern sich von ihrer Ansatzfläche am Cranium gegen ihr freibewegliches Ende. Es resultiert hieraus ein schneller Übergang von dem breit gerundetem hinteren Abschnitt des Kopfes zu dem keilförmigen vorderen Teil. Der so geformte Kopf ist der vorwiegend grabenden Lebensweise der Larve gut angepaßt und ermöglicht ein leichtes Durchwandern der umgebenden Erdschichten. Ferner erweist sich der kurze Schädel in Verbindung mit der dichten Anordnung der äußerst kräftig gebauten Mundgliedmaßen — besonders der Mandibeln — als sehr zweckentsprechend für die Nahrungsaufnahme, die in der Zerkleinerung tierischer Überreste besteht und von der Larve einen relativ hohen Grad von Kraftaufwendung verlangt. Im allgemeinen

ist der Kopf der Larve etwa $1^1/_3$mal so lang wie breit. Seine größte Breite entspricht etwa der des Larvenkörpers.

Als Orientierungspunkt bei der Untersuchung der Elemente des Larvenkopfes möge die Scheitelnaht oder Epicranial-Naht dienen. Die Epicranial-Naht (Abb. 1 und 2) ist die Verwachsungsnaht von drei Komplexen, den sogenannten Kopflappen, die die ersten Embryonalanlagen des Insektenkopfes darstellen und nach ihrem Zusammenwachsen auf dem von ihnen gebildeten Insektenschädel als gegenseitige Begrenzungslinie die Epicranial-Naht hervorbringen. Die umgekehrt Y-förmige

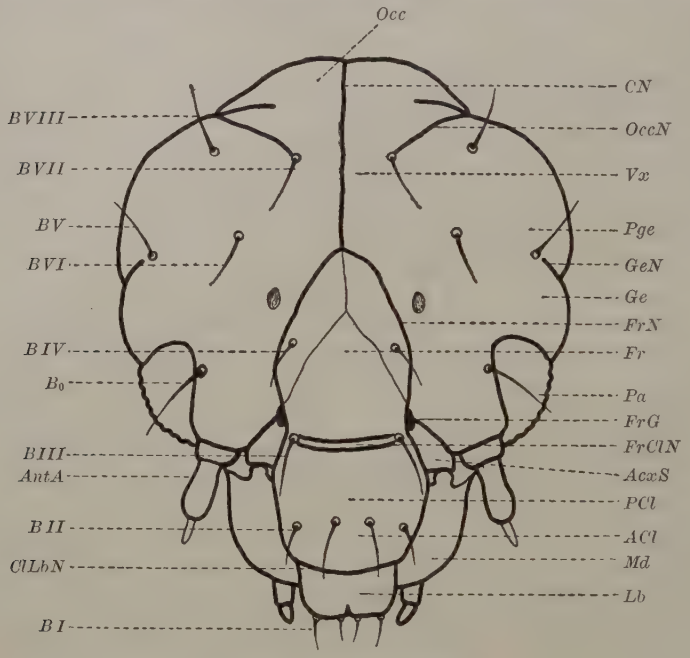


Abb. 1. Larvenkopf dorsal.

Epicranial-Naht nimmt ihren Ausgangspunkt oberhalb des Hinterhauptlochs, des Occipital-Foramens, und verläuft weiter als dorsale Medianlinie über das Hinterhaupt (Occiput) und den Scheitel (Vertex). Auf halben Wege bevor sie eine hypothetische Verbindungslinie zwischen den beiden Antennen erreicht, gabelt sich die Naht und setzt sich in zwei Seitenarmen fort. Man unterscheidet demnach an der Epicranial-Naht einen Stamm, der auch Coronal-Naht genannt, und die paarigen Arme, die als Frontal-Nähte bezeichnet werden. Die Epicranial-Nahtarme divergieren ungefähr in einem Winkel von 45° gegen die Antennen, konvergieren dann aber wieder, bevor sie die Antennen erreicht haben in Richtung der Medianlinie und verlaufen dann über die Frontalgruben

hinweg bis zur vorderen Grenze des Kopfschilds (Clypeus). Die Arme der Epicranial-Naht begrenzen die in ihrem spitzen Winkel gelegenen protocephalen Kopflappen, während der Stamm der Naht die Grenzlinien der beiden cephalen Lappen bezeichnet. Unter diesen Voraussetzungen können wir also mit Recht sagen, daß die Sklerite des Kopfes, die von dem Protocephalon gebildet werden, vor den Armen der Epicranial-Naht, d. h. in dem von ihnen eingeschlossenen spitzen Winkel liegen, während die aus dem Cephalon resultierenden Teile des Kopfes in dem stumpfen Winkel der Epicranial-Naht-Arme bzw. zu beiden

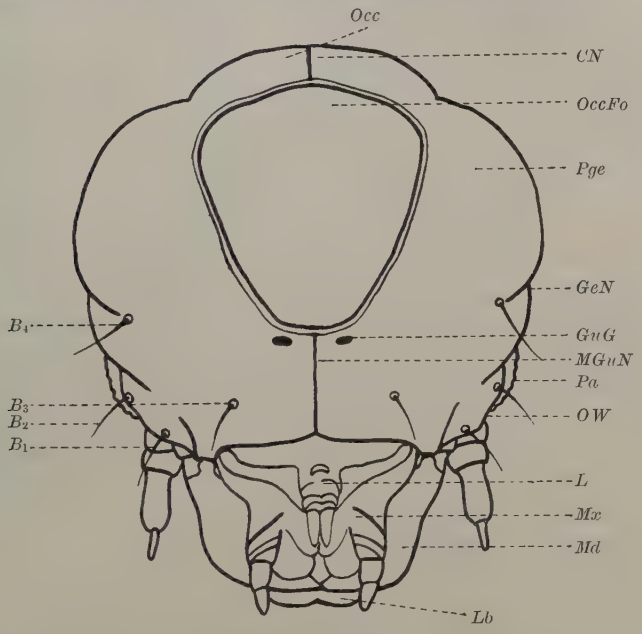


Abb. 2. Larvenkopf ventral.

Seiten des Stammes der Scheitelnaht gelegen sind. Produkte des Protocephalons sind: Labrum (Oberlippe), Clypeus (Kopfschild) und Frons (Stirn), Alle drei Sklerite sind am Larvenkopf deutlich gegeneinander abgesetzt.

Das Labrum (Abb. 1, 3 und 4) der Larve ist ein kleiner, oberhalb der Mundhöhle gelegener, schwach gewölbter Lappen. In der Aufsicht zeigt das Labrum etwa trapezförmige Gestalt, wobei der distal gelegene Rand etwas breiter ist als der proximal gelegene. Auf dem Vorrande gruppieren sich 4 Sinnesborsten, die als B I bezeichnet sind. Die beiden mittleren stehen nahe der auf der Medianlinie gelegenen Einkerbung des Labrums. Dieser Einschnitt, der sich auch im Labrum vieler anderen Insektenformen vorfindet, hat oft Anlaß dazu gegeben, das Labrum

als das Verschmelzungsprodukt paariger Anlagen anzusehen. Als Beweis für die Richtigkeit dieser Ansicht wurde darauf verwiesen, daß das paarig angelegte Labium (Unterlippe) oft die Tendenz zeigt, ihre paarigen

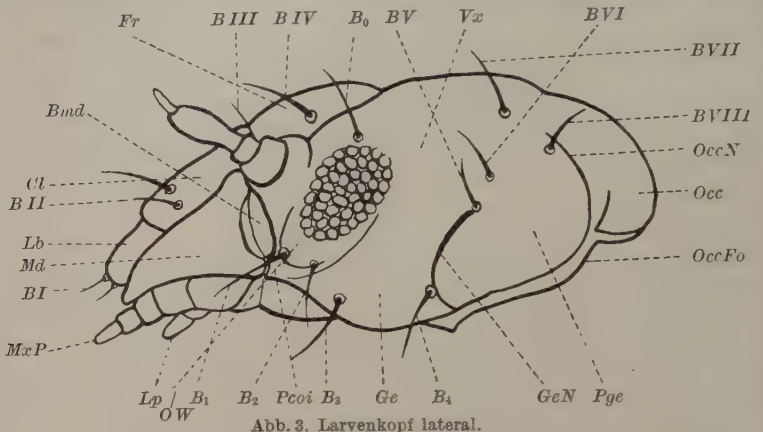


Abb. 3. Larvenkopf lateral.

Anlagen ebenfalls zu einem einheitlichen Stück zu verschmelzen. Dem ist entgegenzuhalten, daß das Labrum zwar seiner Funktion nach den Mundgliedmaßen homolog ist, seiner Entstehung nach aber als ein Bestandteil der Schädelkapsel, und zwar als das dorsale Sklerit des Interkalarsegments, also notwendig auch als einheitliche Bildung zu betrachten ist. — Der Vorderrand des Labrums bildet den Übergang zum Epipharynx, der als leicht pigmentierte chitinöse Membran die Mundhöhle dorsal begrenzt. Nach hinten schließt sich an das Labrum der Clypeus an. Durch die Clypeo-Labral-Naht werden Clypeus und Labrum scharf voneinander getrennt. Auf der Höhe der Clypeo-Labral-Naht inserieren an dem Labrum drei chitinöse Fortsätze (Abb. 4). Der mittlere von ihnen auf der Innenseite des Labrums ist starr mit dem Labrum verbunden und dient als Ansatzfläche für die das Labrum bewegende Muskulatur. Bei Kontraktion der Muskulatur wird das Labrum gesenkt, bei Expansion wieder in die Ruhelage versetzt. Die beiden anderen schon erwähnten Chitinfortsätze sind gelenkig mit dem Labrum verbunden und inserieren an zwei kleinen Chitinhöckern, die an dem Hinterrande des Labrums ventralwärts ausgebildet sind. Sie ragen vom Labrum schräg nach unten und bilden Stützleisten für den zum Teil mit dem Labrum verwachsenen Epipharynx. Durch diese beiden Epipharyngeal-Spangen ist eine Bewegung des Epipharynx gegen das

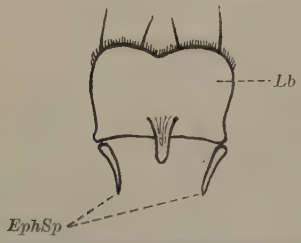


Abb. 4. Larvales Labrum von der Ventralseite. (Der Epipharynx ist entfernt, um die am Labrum inserierenden Fortsätze zu zeigen.)

Labrum möglich. Der Hinterrand des Labrums wird dorsal von dem dachziegelartig über ihm liegenden Clypeus verdeckt.

Das zweite von den protocephalen Lappen gebildete Kopfsklerit ist der Clypeus. Der Clypeus (Abb. 1 und 3) hat etwa die Gestalt eines Quadrates, dessen Ränder nach außen schwach vorgebuchtet sind. Die Vorderbegrenzung des Clypeus ist die Clypeo-Labral-Naht, die hintere die Fronto-Clypeal-Naht, welche Frons und Clypeus trennt. Diese Naht verläuft als breite, wulstartige Erhöhung zwischen den beiden Skleriten, deren Namen sie trägt. Allerdings erstreckt sich dieser Wulst nicht direkt bis an die Arme der Epicranial-Naht, sondern endet beiderseits kurz vor diesen, so daß hier Frons und Clypeus ineinander übergehen. Die Verbindung zwischen Frons und Clypeus ist derart stark chitinös und pigmentiert, daß beide Sklerite nicht gegeneinander beweglich sind. Die Verbindung mit dem Labrum erfolgt durch eine dünne pigmentfreie Chitinmembran. Diese verschiedenartige Ausbildung des Vorder- und Hinterrandes deutet schon hin auf die beiden Unterabschnitte des Clypeus, den vorderen pigmentlosen membranösen Abschnitt (Anteclypeus), der an das Labrum stößt, und den stark pigmentierten und chitinisierten hinteren Abschnitt (Postclypeus), der an die Frons grenzt. Eine deutliche Naht zwischen beiden Teilen, wie sie bei manchen Insektenformen anzutreffen ist, findet sich bei *Panorpa nicht.* Wurde oben der Clypeus als ein einheitliches, zwischen den Armen der Epicranial-Naht gelegenes Sklerit bezeichnet, so bezog sich diese Definition auf das allgemein als Clypeus bezeichnete Kopfschild des Insektenkopfes. Diese allgemeine Definition entspricht aber nicht ganz den phylogenetischen Verhältnissen, denn embryonal setzt sich der Clypeus zusammen aus drei senkrecht zur Körperachse nebeneinander angeordneten Skleriten, nämlich dem Mediansklerit, das allgemein die Bezeichnung Clypeus trägt, und zwei Lateralskleriten zu beiden Seiten des Medianstückes. In ihrer weiteren Entwicklung bleiben diese Lateralsklerite gegenüber dem mittleren Teil stark im Wachstum zurück und werden zu kleinen unscheinbaren Skleriten, die meist eng mit dem Medianstück verwachsen. Sie bilden die Artikulation für die dorsalen Gelenkknöpfe der Mandibeln. Eine deutliche Trennungsnaht zwischen beiden und dem medianen Teil ist nur bei ganz wenigen Formen noch zu finden. Comstock und Kochi geben eine solche als deutlich wahrnehmbar bei der Larve von *Corydalus*, einer Megaloptere, an. Sehr interessant erscheint es, daß auch bei der Larve von *Panorpa* eine deutliche Ausbildung der drei den Clypeus bildenden Elemente vorhanden ist. Die lateralen Teile des Clypeus liegen dabei außerhalb der Arme der Epicranialnaht in der Region des Kopfes, die begrenzt wird von den Armen der Scheitelnaht und dem unter dem Chitinpanzer verlaufenden Supratentorium. Diese lateralen Teile sind als die Prä- oder Antecoxalstücke der Mandibeln zu

betrachten. Die von ihnen gebildete Artikulation für das dorsale Mandibulargelenk ist die Precoila. Die deutliche Ausbildung der Antecoxalstücke der Mandibeln dürfen wir als ein sicheres Zeichen für die *niedrige systematische Stellung* der Panorpaten ansehen, weil eben die Antecoxalstücke im übrigen nur bei tief im System stehenden Insektenformen angetroffen werden. Betrachten wir noch die Beborstung des Clypeus. Auf der Grenze zwischen dem Ante- und dem Postclypeus steht eine Reihe von vier Sinnesborsten (B III).

Die exakte Wiedergabe der chaetotaktischen Bildungen am Kopf der Larve geschieht hierbei nicht allein in der Absicht, eine möglichst genaue Topographie zu liefern, sondern vor allem deswegen, weil die Gruppierung der Sinnesborsten, die von der Larve mit auf die Puppe übernommen werden, es uns allein ermöglicht, die durch die Metamorphose stark veränderten Bestandteile des pupalen Craniums ihrer phylogenetischen Bedeutung entsprechend zu identifizieren, was ohne irgendwelche unveränderliche Anhaltspunkte — in diesem Fall die Sinnesborsten — wohl kaum möglich wäre. Es sei noch erwähnt, daß der Clypeus, der, wie auch die Antennen, vom Deuterocerebrum innerviert wird, als ein Bestandteil des Deuterocerebralsegments, und zwar als dessen mittleres Dorsalsklerit anzusehen ist.

Das dritte vom Protocephalon gebildete Kopfsklerit ist die Frons (Stirn). Ihre Umrisse sind gekennzeichnet durch drei Nähte. Die Fronto-Clypeal-Naht bildet die Grenze gegen den hinteren Rand des Clypeus. Gegen die übrigen Teile des Craniums trennen sie die beiden Arme der Epicranial-Naht ab. Letztere werden daher auch als Frontal-Nähte bezeichnet. Sie verlaufen in der für die Larven typischen Art *vor* der Basis der Antennen, vom Munde aus gesehen. Zwischen die Basis der Antennen und die Ausläufer der Frontal-Nähte schieben sich die Antecoxalstücke der Mandibeln. Da die Fronto-Clypeal-Naht nicht bis direkt an die Frontal-Nähte reicht, können wir als Vorderbegrenzung der Frons, falls wir von einer Verlängerung der Fronto-Clypeal-Naht bis zu ihrem Schnittpunkt mit den Frontal-Nähten absehen wollen, die auf den Frontal-Nähten gelegenen Frontal-Gruben ansehen. Sie bilden ungefähr die hypothetischen Schnittpunkte der Fronto-Clypeal-Naht mit den Frontal-Nähten. Daß wir berechtigt sind die Frontal-Gruben als Grenzpunkte zwischen Clypeus und Frons anzusehen, beweist die Tatsache, daß überall dort, wo Grenznähte zwischen den betreffenden Skleriten vorhanden sind, an den beiden Enden dieser Grenzlinien als Einstülpungen der Epidermis die Frontal-Gruben liegen. Durch eine Einbuchtung der Chitincuticula ist die Frons in drei Abschnitte gegliedert. Hinter der Verzweigung der Epicranial-Naht setzt sich nämlich der Stamm dieser Naht in einer schwachen Einbuchtung der Epidermis um etwa $^1/_3$ der Höhe des Frontal-Dreiecks fort, um sich dann zu

verzweigen in zwei Einbuchtungen, die auf die Frontal-Nähte zustreben und diese in Höhe der Borsten B IV erreichen. Dadurch erscheint die Frons als ein Mosaik von drei Dreiecken; ein größeres unten gelagertes Dreieck und zwei schmälere, dem unteren anliegende Dreiecke. Die die Dreiecke trennenden Einbuchtungen sind als sekundäre Bildungen zu betrachten, die den Zweck haben, als Muskelansatzfläche zu dienen. Phylogenetische Bedeutung kommt ihnen nicht zu. Als Sinnesborsten sind auf der Frons nur die beiden oben genannten Borsten B IV zu verzeichnen. Die Frons trägt, wie wir bei der Puppe später sehen werden, den Median-Ocellus und ist daher als ein Bestandteil des Protocerebralsegments anzusehen, da die Ocellen wie auch die Fazettenaugen von dem Protocerebrum innerviert werden.

Wir haben oben schon gesehen, daß das Cranium der Insekten aus den Produkten des unpaaren protocephalen Lappens und der beiden cephalen Kopflappen besteht. Die von den beiden cephalen Lappen gebildeten Teile des Kopfes bilden das Epircanium. Zu den Bestandteilen des Epicraniums rechnet man im allgemeinen den Vertex (Scheitel), die Genae (Wangen), das Occiput (Hinterhaupt) und die Gula (Kehlregion).

Die zwischen Frons und Occiput gelegenen Genae werden oft unter dem Sammelbegriff Parietalregion zusammengefaßt. Nach wieder anderer Einteilung wird die Parietalregion mit dem Epicranium gleichgesetzt. — Leider besteht auf dem Gebiete der Terminologie des Insektenkopfes immer noch wenig Einheitlichkeit, so daß es oft dem Ermessen des einzelnen überlassen bleibt, die nach seiner Meinung passende Bezeichnung zu wählen.

Charakteristisch für das Epicranium der *Panorpa*-Larve sind zwei Nähte, die dorsal bzw. ventral das Epicranium in zwei spiegelbildlich gleiche Teile zerlegen. Das ist auf der Dorsalseite der Stamm der Epicranial-Naht oder die Coronal-Naht, und auf der Ventralseite die Gular-Naht. Beide Nähte sind bei der Larve im Vergleich zu den übrigen Nähten außerordentlich stark ausgeprägt. Während die Coronal-Naht bei der Larve und Puppe während des Häutungsprozesses in Verlängerung der ebenfalls zerreißenden Dorsal-Naht des Thorax aufplatzt, steht die Gular-Naht in keinem Zusammenhang mit dem Häutungsvorgang. Die deutliche Ausbildung beider Nähte erklärt sich damit, daß sie die Schließungsnähte des embryonalen Larvenkopfes darstellen.

Bei der Untersuchung des Epicraniums wenden wir uns zunächst dem Vertex zu (Abb. 1). Obwohl der Vertex kein eigentliches Sklerit darstellt, so hat sich diese Bezeichnung so allgemein bewährt, daß sie auch hier für den dorsalen Teil des Epicraniums angewandt sein möge. Der Vertex besteht aus zwei durch die Coronal-Naht geschiedenen symmetrischen Hälften. Seine vordere Begrenzung gegen die Frons ist der Gabelpunkt

der Coronal-Naht. Eine hintere Begrenzung gegen das Occiput ist nicht vorhanden, sondern beide Teile gehen unmittelbar ineinander über. Man kann jedoch mit einiger Berechtigung eine Grenzlinie zwischen Vertex und Occiput ziehen von zwei Punkten, die durch die Sinnesborsten B VII festgelegt sind. Diese Borsten stehen nämlich an der Stelle, wo die Occipital-Nähte sich auflösen und in den Vertex übergehen. Ebenfalls besteht keine Grenznaht zwischen Vertex und Genae. Der allgemeinen Definition des Vertex werden wir am ehesten gerecht, wenn wir als Vertex das zwischen den Verbindungslinien der Borsten B VII, B VI und dem Gabelpunkt der Coronal-Naht liegende Gebiet bezeichnen.

Die Genae bilden die lateralen Teile des Epicraniums (Abb. 2 und 3). Sie sind bei der Larve Träger der Antennen und der larvalen Punktaugen. Ebenso wie der Vertex sind sie kein eigentliches Sklerit im Sinne eines embryonal gesondert angelegten Kopfabschnittes. Das unter der Bezeichnung Genae zu verstehende Gebiet ist ziemlich scharf umrissen; so sind die Genae gegen das Occiput durch die Occipital-Nähte abgegrenzt Die vordere Begrenzung ist gegeben durch die Artikulation der Mandibeln mit dem Genae. Frons und Genae sind geschieden durch die Frontal-Nähte. Nach vorn schieben sich zwischen Genae und Clypeus die Antecoxalstücke der Mandibeln. Gegen die Gular-Region sind keine Grenzen vorhanden. Auf der ventralen Seite des Kopfes bilden die Genae an ihrem am weitesten nach vorn gelegenen Teil die paarigen Gelenkpfannen, die Postcoilae, an denen die ventralen Gelenkknöpfe (Hypocondyli) der Mandibeln inserieren. Jede Gena wird ungefähr in ihrer Mitte von einer auf den lateralen Teil des Kopfes verlaufenden Genal-Naht in zwei Teile zerlegt, die als Genae und Postgenae bezeichnet sind. Die Genae sind also das Gebiet unterhalb und neben den Augen bis zur Genal-Naht reichend, während die Postgenae den Komplex von der Genal-Naht bis zum Occiput darstellen. Dorsal und ventral verschwinden die Nähte wieder, so daß hier Genae und Postgenae ineinander übergehen, wohingegen sie lateralwärts getrennt sind. — Als Ansatzflächen für die Muskulatur befinden sich auf der Dorsalseite der Genae zwei Einsenkungen der Epidermis, die nahe den Frontal-Nähten gelegen sind. Auf der Ventralseite beteiligen sich die Genae an der Bildung des Occipital-Foramens.

An Sinnesborsten stehen auf der dorsalen Seite der Genae neben den Punktaugen die beiden als B_0 bezeichneten Borsten. Hinter den Augen am dorsalen Ende der Genal-Nähte das Paar B V. Etwa in gleicher Höhe damit, aber mehr der Medianlinie genähert, B VI. Auf der Grenze zwischen Occiput und Genae am Ende der Occipital-Nähte B VII. Noch weiter nach hinten B VIII. Auch die Ventralseite der Genae zeigt Ausbildung von Sinnesborsten. Es liegen auf dem von den Genae gebildeten Augenwulst nahe der Postcoila B_1 und B_2 direkt am Rande des Larven-

auges, B_3 ungefähr in Höhe von B_2, aber mehr der Gular-Naht genähert; und zuletzt noch B_4 auf dem ventralen Ausläufer der Genal-Naht.

Das Occiput ist der hintere Teil der dorsalen Oberfläche des Kopfes. Es ist von den Postgenae durch die Occipital-Nähte getrennt. In der Höhe der Borsten B VII, wo die Occipital-Nähte sich auflösen, geht das Occiput in den Vertex über. Es bildet den vorderen Rand des Occipital-Foramens. Die Occipital-Nähte verzweigen sich kurz hinter ihrem Ausgangspunkt. Doch löst sich der senkrecht zur Coronal-Naht gerichtete Ausläufer auf halber Strecke, bevor er die Coronal-Naht erreicht hat, wieder auf.

Als Gula bezeichnen wir das zu beiden Seiten der Gular-Naht gelegene Gebiet. Um die Gular- oder Kehlregion gegen die Genae abzugrenzen, stellen wir die Verbindungslinien her zwischen den Artikulationspunkten der 1. und 2. Maxillen, die unmittelbar unter und neben den Postcoilae gelegen sind, und den nahe dem Occipital-Foramen gelegenen Gular-Gruben. Die Gular-Gruben stellen wie die Frontal-Gruben Invaginationspunkte des Integuments dar, die zur Blidung der ventralen Arme des Tentoriums führen. Von einer Postcoila zur anderen erstreckt sich quer durch die Gular-Region eine bogenförmige Einsenkung, die eine günstige Ansatzfläche für die Muskulatur der Mundwerkzeuge liefert. Mit den Mundwerkzeugen ist die Gula durch eine zarte Membran beweglich verbunden. Der Hinterrand der Gula bildet den vorderen Rand des Occipital-Foramens. — Die Zugehörigkeit der Gula zu den von den Kopfsegmenten gebildeten Teilen des Schädels wird im übrigen bestritten. Man nimmt an, daß die Gula das Sternit des Cervicalsegments darstellt, welches vorwärts gewandert und damit ein Teil der Schädelkapsel geworden ist.

Neben den Organen, die der Nahrungsaufnahme dienen, stehen mit dem Kopf zwei Paar von ausgesprochenen Sinneswerkzeugen in Verbindung: die Augen und Antennen.

Die Augen (Abb. 1 und 3) liegen auf den Genae direkt unterhalb der Basis der Antennen und bilden einen nierenförmigen Komplex von etwa 30—35 einlinsigen Einzelaugen. Jeder Augenkomplex ist umgeben von einem Cuticularwulst, der nach der Postcoila hin etwas zugespitzt ausläuft. Dieser Cuticularwulst erinnert stark an das von Comstock und Kochi beschriebene Ocularsklerit, ein Basalsklerit, das als Anhangsorgane die Augen trägt. Wenngleich sich dieser Wulst auch deutlich gegen das übrige Epicranium abhebt, so möge es doch dahingestellt bleiben, ob er wirklich Skleritcharakter hat oder nur eine sekundäre Ausbildung des Craniums darstellt. Das Außenskelett beteiligt sich an der Bildung der Augen, insofern es die chitinösen pigmentlosen Linsen der Einzelaugen liefert.

Die Antennen (Abb. 5) der Larve sind der zeitweise im Boden graben-

den Lebensweise des Tieres gut angepaßt. Sie sind kurz und keulenförmig und können nahe an die Kopfoberfläche angelegt werden, so daß sie für die grabende Larve kein Hindernis bedeuten. Die Insertion der Antenne erfolgt auf den Genae zwischen den Antecoxalstücken der Mandibeln und dem dorsalen Rand der Larvenaugen oberhalb der Fronto-Clypeal-Nähte. Die Antenne basiert, wie auch bei Coleopteren und Neuropteren, auf einem von dem Cranium vorgestülpten Sockel, der Basantenna oder Antennaria. Mit Hinblick auf das Fehlen jeglicher Nähte, die die Basantenna und das übrige Cranium voneinander trennen, ist es mehr als unwahrscheinlich, daß die Basantenna ein eigentliches Basalsklerit der Antenne darstellt. Vielmehr ist anzunehmen, daß die Basantenna ebenso wie das vermeintliche Ocularsklerit nur eine Ausstülpung des Craniums ist. Mit der Basantenna ist die eigentliche Antenne durch eine häutige Membran, die Antacoria, verbunden. Die Öffnung der Antennenbasis ist nach vorn und zugleich nach außen gerichtet, so daß die Antennen in der Ruhelage ebenfalls nach außen und schräg nach oben gestellt sind.

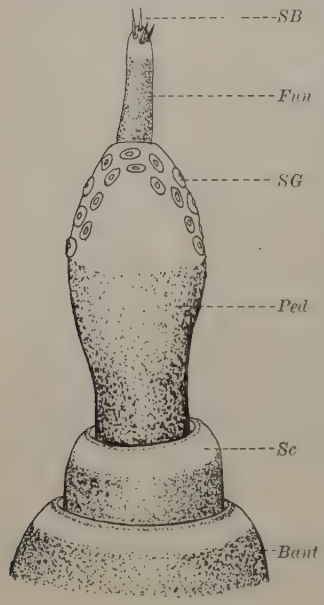


Abb. 5. Larvale Antenne.

An der Antenne selbst unterscheiden wir den Scapes (Anfangsglied oder Schaft), den Pedicellus (2. Glied) und den Funiculus (Geißel).

Der Scapes ist zylindrisch und breiter als hoch. Durch eine Membran ist er mit dem Pedicellus verbunden, der bei der Larve den Hauptteil der Antenne ausmacht. Der Pedicellus ist mehr denn doppelt so lang als der Scapes. An der Basis etwas schmäler als der Scapes schwillt er zur Spitze hin keulenförmig an, um sich dann wieder zu verjüngen. Der untere Teil des Pedicellus ist stark chitinisiert, am apikalen Teil weicht die chitinöse einer membranösen Konsistenz. Die membranöse pigmentfreie Spitze ist die Trägerin zahlreicher — etwa 35 — napfförmiger Sinnesgruben, die sich zu zwei einander gegenüberliegenden Gruppen anordnen. Ihrer napfförmigen Gestalt nach zu urteilen sind sie die Geruchsorgane der Larve. Der Funiculus ist ein schlanker Fortsatz an der Spitze des Pedicellus. An seinem apikalen Pol ist der Funiculus ebenfalls pigmentlos und mit 4—5 Tastborsten besetzt.

Die Untersuchung der Antennen leitet über zu den beweglichen Teilen des Larvenkopfes, zu denen ebenfalls die nunmehr zu behandeln-

den Mundgliedmaßen gehören. Sie zeigen bei der Larve typisch beißende und kauende Form. Nach der Stellung der Mundgliedmaßen gehört *Panorpa* zu den hypognathen Insekten. Die Mundgliedmaßen, die als echte Anhänge des Kopfes anzusehen und aus ehemaligen Extremitäten hervorgegangen sind, sind die Mandibeln und die ersten und zweiten Maxillen. Das Labrum, als ein Teil und nicht als Anhang des Craniums, wurde schon oben behandelt.

Die Mandibeln oder Oberkiefer (Abb. 1, 2, 3 und 6) sind kurz und besonders kräftig gebaut. An der Basis ungefähr dreieckig, läuft die Mandibel am freien Ende spitz zu. Sie ähnelt etwa einer dreiseitigen etwas gebogenen Pyramide. Die nach innen gekehrte Fläche der Man-

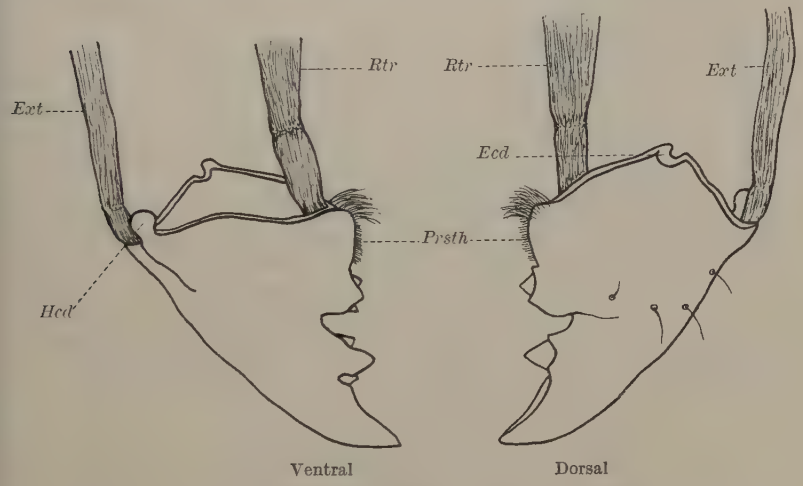


Abb. 6. Larvale linke Mandibel, dorsal und ventral.

dibel ist mit scharfen Zähnen versehen, die dem Labrum zugewandte Fläche ist stark gewölbt und setzt die Rundung der Schädelkapsel zur Kopfspitze fort. Die untere Seite, die den ersten und zweiten Maxillen anliegt, ist flach. Der vordere Teil der Mandibel bildet einen mächtigen Zahn, aus dessen unterem Abschnitt ein etwas weniger großer Zahn schwach dorsal gerichtet hervorragt. Dieser vordere Abschnitt der Mandibel ist vorzüglich zum Beißen und Schneiden geeignet, während dem basalen Teil kauende Tätigkeit obliegt. Dieser basale Teil besteht wiederum aus zwei kleineren, nach innen gerichteten Zähnchen, und einer daran anschließenden Platte, die an ihrem Rande mit feinen Härchen besetzt ist. Bei der Kontraktion der Retraktionsmuskel werden diese Platten der Mandibeln gegeneinander bewegt und dienen so zum Zerquetschen aufgenommener Nahrungsstücke. Sie sind identisch mit den von A. D. Imms angeführten Prosthecae bei *Blatta*.

Mit der Schädelkapsel sind die Mandibeln durch zwei Gelenke verbunden. Das ventrale Gelenkstück der Mandibel stellt einen starken Gelenkknopf, den Hypocondylus dar. Der Hypocondylus oder Postartis artikuliert mit einem Acetabulum, der Postcoila, gelegen auf der vorderen ventralen Grenze der Genae. Das dorsale Gelenkstück der Mandibel wird allgemein als Epicondylus bezeichnet; allerdings ist es in diesem Fall kein typischer Condylus oder Gelenkknopf, sondern eine Vereinigung von einer Gelenkleiste und einem an ihrem einen Ende gelegenen Gelenkzapfen. Diese Gelenkleiste bewegt sich scharnierartig in einer von den Antecoxalstücken gelieferten Mulde, während der Zapfen in eine von der Gelenkmulde und deren Fortsetzung gebildete Gelenkgrube hineingreift. Das Gelenkstück der Antecoxalstücke wird als Precoila bezeichnet. An der Basis der Mandibel liegt zwischen den Augen und den beiden Gelenkstücken der Schädelkapsel ein kleines Sklerit, die Basimandibula oder Trochantin der Mandibel (Abb. 3). Es seien noch erwähnt die beiden stark chitinisierten Sehnen, die mit der Mandibel im Zusammenhang stehen. Am hinteren Rande der Dorsalfläche der Mandibel zwischen Epi- und Hypocondylus inseriert die als Extensor bezeichnete Sehne, an die die Extensionsmuskeln ansetzen. Die zweite Sehne, der Retraktor, inseriert an dem von den hinteren Rändern der Innen- und Ventralfläche gebildeten Winkel der Mandibel oberhalb der Prostheca. Sie steht in Verbindung mit dem Retraktionsmuskel der Mandillen. Beide Sehnen sind gegabelt. Der Retraktor ist stärker ausgebildet als der Extensor, eine Tatsache, die sich damit erklärt, daß bei der Retraktion der Mandibel auf den Retraktor größere Kräfte einwirken, als dies bei der Extension bei dem Extensor der Fall ist.

Das zweite Kieferpaar, die ersten Maxillen (Abb. 7), befinden sich bei der Larve noch auf primitiven Entwicklungszustand. Die bei dem fertigen Insekt immer gut zu unterscheidenden typischen Bestandteile der ersten Maxille wie: Cardo, Stipes, Palpifer (Palparium oder Maxillifer), *Palpus maxillaris*, sowie die äußeren und inneren Lobi der Maxille sind bei der Larve zum Teil noch schwach gegeneinander differenziert.

Das Basalstück der Maxille stellt eine Kombination von Stipes und Cardo dar, da es zugleich die Artikulation der Maxille mit dem Cranium und das Stammglied derselben bildet. Im allgemeinen liegen Cardo und Stipes in derselben Richtung wie die von ihnen getragenen apikalen Anhänge. Bei der Larve von *Panorpa* aber verläuft das Basalstück von seinem Angelpunkt etwa in einem Winkel von 45° zur Hauptachse des Körpers und der Maxillaranhänge, mit der es sonst parallel läuft. Der Artikulationspunkt der Maxille liegt in dem von Postcoila und Hypocondylus einerseits und dem ventralen Vorderrande des Craniums andererseits gebildeten Winkel. An dem vorderen Ende des Basalstückes setzen nach vorn gerichtet die Maxillaranhänge an, nach hinten und ins Innere

des Kopfes gerichtet befindet sich je ein Fortsatz, an welchem die die Maxille bewegende Muskulatur inseriert. Basalstück und Cranium sind durch eine Gelenkhaut verbunden. Als Anhänge des Basalstückes liegen auf der Innenseite zwei Lobi. Der Lobus internus ist gleichbedeutend mit der Bezeichnung Lacinia, der Lobus externus mit Galea. Als äußerer Anhang fungiert der Palpus maxillaris. Galea und Lacinia sitzen dem Basalglied direkt auf. Beide Anhänge sind miteinander fast ganz verwachsen, nur eine deutliche Einkerbung auf der von beiden gebildeten Innenfläche der Maxille deutet auf das Bestehen dieses Elements aus zwei Skleriten hin. Während die Galea nur an ihrem

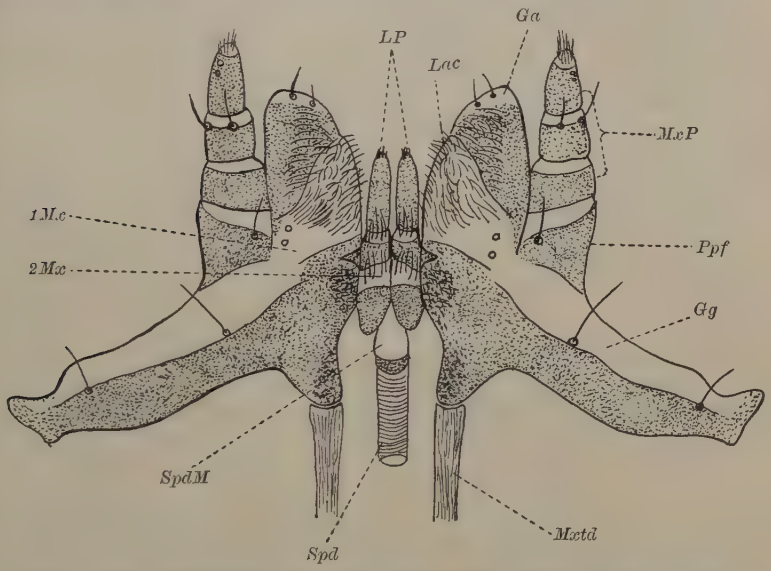


Abb. 7. 1. u. 2. Maxillen der Larve. (Die pigmentierten Bestandteile sind punktiert.)

apikalen Ende membranös ist und im übrigen eine chitinöse pigmentierte Cuticula aufweist, ist die Lacinia pigmentfrei und membranös. Beide Lobi sind auf der Dorsalseite äußerst stark behaart und mit Sinnesborsten, -zäpfchen und -gruben besetzt. Die Behaarung steht im Zusammenhang mit der Funktion der Maxillen, die von den Mandibeln gelösten Nahrungspartikel in die Mundöffnung zu befördern. Neben den Lobi entspringt auf der Außenseite des Basalstückes der Palpifer, auf dem der Palpus maxillaris basiert. Die Außenfläche des Palpifers ist stark chitinisiert und trägt Sinnesborsten. Der Palpus besteht aus drei Gliedern, die nach der Spitze zu schmäler werden. Das mittlere Glied trägt an seinem apikalen Ende Sinnesborsten, das Endglied zahlreiche Sinneszäpfchen. Allen drei Gliedern sind Sinneshaare eigentümlich.

Zwischen den beiden ersten Maxillen liegen die zweiten Maxillen, das

Labium oder Unterlippe (Abb. 7). Das Labium ist außerordentlich primitiv gebaut und besteht aus einem Paar von drei heteronomen Gliedern. An der Stelle, wo die Labialfalten zusammenwachsen, liegt die Ausmündung der Speicheldrüse, welche bei der Präparation des Labiums meist mit zum Vorschein kommt und infolge ihrer tracheenähnlichen, durch Spiralleisten gestützten Oberfläche sehr auffallend ist. Das apikale Glied der Labial-Palpi übertrifft die beiden unteren an Größe und ist ebenso wie das Endglied mit Sinneszäpfchen und Sinnesgruben versehen. Auf der Dorsalseite tragen die Labial-Palpi starke Behaarung. Mit den Basalgliedern der ersten Maxillen und der Gula sind sie häutig verbunden.

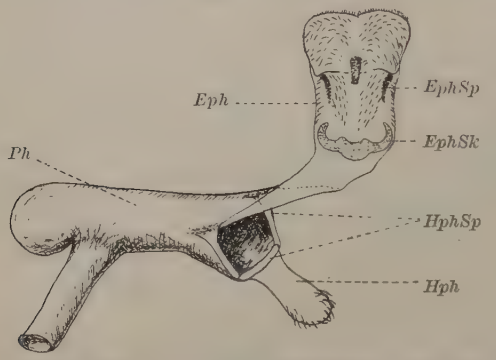


Abb. 8. Pharynx der Larve mit Anhangsorganen. (Der Epypharynx ist in der Zeichnung aus seiner natürlichen Lage verschoben nach oben geklappt und um 90° gedreht. — Ferner ist das Labrum mit seinen Anhängen unter dem Epypharynx punktiert angedeutet.)

In Verlängerung des Darmtraktus und speziell des Pharynx liegen zwei Organe in der Mundhöhle der Larve, der Epi- und der Hypopharynx (Abb. 8).

In der Hautfalte, die die Mundhöhle dorsal auskleidet und mit dem Labrum zum Teil verwächst, findet man äußerst schwach ausgebildete Chitinplatten. Es sind dies die epipharyngealen Sklerite, die erst eine Sonderbezeichnung dieses Teils der dorsalen Mundbekleidung rechtfertigen. Der Epipharynx ist stark mit akzessorischen Borsten besetzt, die sich von den Sinnesborsten durch das Fehlen des für die Sinnesborsten typischen Basalringes unterscheiden. Sie bekleiden in dichter Anordnung die Ventralfläche des Epipharynx. Dadurch, daß sie alle nach innen gerichtet sind und dem Epipharynx dicht anliegen, wirken sie wie Widerhaken, welche die von den Mundgliedmaßen in die Mundhöhle beförderten Nahrungspartikel nur in Richtung des Darmkanals von vorn nach hinten wandern lassen, dagegen ein Zurückgleiten in umgekehrter Richtung verhindern. Es kommt dieser Beborstung im Gegensatz zu den innervierten Sinnesborsten nur mechanische Funktion zu. Von den Epipharyngeal-Spangen, die den Epipharynx unterstützen, wurde schon im Zusammenhang mit dem Labrum gesprochen.

Der Hypopharynx ist der frei in die Mundhöhle hineinragende Fortsatz des Pharynx. Dort, wo sich der Pharynx in Epi- und Hypopharynx teilt, sitzen an der dorsalen Pharyngealwand zwei Spangen an, die senkrecht nach unten gehen und durch eine wagerechte, zu den beiden

anderen senkrecht stehende Spange verbunden sind (Abb. 8). Dieses Spangensystem verhindert ein Zusammenfallen der äußerst dünnhäutigen Wände des Pharynx und seiner Anhänge. Auf der genannten Verbindungsspange basiert der Hypopharynx. Seiner zungenförmigen Gestalt verdankt der Hypopharynx die vielfach geführte Bezeichnung Lingua. Ebenso wie der ganze Pharyngealkanal ist auch der Hypopharynx äußerst dünnhäutig. An seinem Vorderrande trägt er zahlreiche akzessorische Borsten.

Die endoskelettalen Bildungen, die ebenso wie das bisher behandelte Exoskelett zur Festigung des Insektenkopfes beitragen, fassen wir unter dem Sammelbegriff Tentorium zusammen (Abb. 1, 2 und 9). Das Tentorium besteht aus zwei Paaren von Einstülpungen, einem dorsalen und einem ventralen Armpaar, das aufeinander zuwächst und den Hauptteil oder „Body" des Tentoriums bildet. Die Invaginationsstellen des dorsalen Armpaares liegen in den von den Frontal- und Antecoxal-Nähten gebildeten Winkeln gegenüber den Precoilae auf der Dorsalseite des Kopfes. Die dorsalen Arme sind also Einstülpungen des Mandibular-Segments. Sie nehmen von den schon genannten Frontal-Gruben ihren Ausgang. Die dorsalen Arme erstrecken sich von den Frontal-Gruben schräg nach unten durch das Cranium und nehmen Richtung auf die Gular-Gruben, von denen die ventralen Arme des Tentoriums, die Einstülpungen des Maxillar-Segments, ihren Ausgang nehmen. Die Gular-Gruben liegen unmittelbar neben dem vorderen Rande des Occipital-Foramens. Die ventralen Arme des Tentoriums sind zum Vergleich zu den dorsalen recht kurz und verwachsen bald hinter den Ausgangsstellen mit letzteren zu den Body, einer breiten, schwach chitinisierten und pigmentlosen Platte nahe der Gular-Region. Ventral vom Body treten das Nervensystem und der Speicheldrüsenkanal, dorsal davon der Darmkanal in die Schädelkapsel ein. Bei den verschiedenen Häutungsvorgängen der Larve zerreißt das Body, und die dadurch an einem Ende freigewordenen Arme des Tentoriums können sodann — ähnlich wie die Tracheen aus dem neuen Integument — aus dem Kopf des schlüpfenden Tieres herausgezogen werden. Außer diesen beiden Armpaaren ist noch eine endoskelettale Bildung vorhanden. Und zwar erstreckt sich dieser Teil des Tentoriums von den Frontal-Gruben bis zum

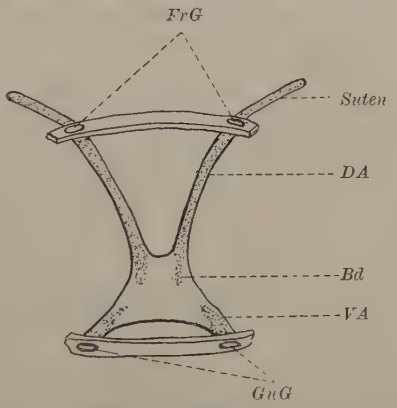


Abb. 9. Larvales Tentorium. Mit einem Teil der zwischen seinen Invaginationsstellen gelegenen Oberfläche des Craniums. (Die pigmentierten Teile des Tentoriums punktiert.)

inneren Rand der Antennen-Basis. Höchstwahrscheinlich ist dieser Teil des Tentoriums identisch mit dem von Otanes und Yuassa beschriebenen Supratentorium der Orthopteren. Doch verläuft nach Angabe dieser Forscher das Supratentorium von dem inneren Teil der Lateralgrenze einer Antennaria zum Body des Tentoriums; oder es erstreckt sich wie in einem anderen von ihnen angeführten Fall bei Auflösung des Body von den oben erst genannten Punkten zu dem noch später zu behandelnden Pretentorium. Die von Otanes und Yuassa angegebene Variationsmöglichkeit der Insertionsstellen des Supratentoriums am dorsalen Arm wäre also dahin zu ergänzen, daß die Insertion sich bis zu den Frontal-Gruben — wie bei *Panorpa* — verschieben kann. Dadurch wird das Supratentorium der dorsalen Cranialwand direkt angelagert.

B. Das Kopfskelett der Puppe.

Der Kopf der Puppe bildet naturgemäß den Übergang zwischen dem der Larve und der Imago. Von beiden unterscheidet sich der Puppenkopf allgemein durch seine fast gänzliche Pigmentlosigkeit. Das dunkle Pigment in der Ocular-Region ist nicht als Bildung der Puppe, sondern der in der Entwicklung befindlichen Imago zu betrachten.

Die Länge des Puppenkopfes (Abb. 10, 11 und 12) übertrifft die des Larvenkopfes um etwa $^1/_5$, die größte Breite ist bei beiden ungefähr dieselbe. Allgemein genommen steht der Puppenkopf bezüglich seines Exoskeletts der Imago näher als der Larve; so hat z. B. das Cranium mit den Antennen, den Ocellen und der Ocular-Region, von einigen Feinheiten abgesehen, seine Metamorphose beinahe abgeschlossen, während die Mundwerkzeuge, die den larvalen noch recht nahe stehen, noch weitgehende Umgestaltung erfahren müssen, um sich zu den hochspezialisierten Mundwerkzeugen der Imago herauszubilden.

Als Orientierungspunkt für den Ausgang der Untersuchungen am Puppenkopf möge wieder die Epicranial-Naht dienen. Infolge der allgemeinen Pigmentlosigkeit des Puppenkopfes ist diese Naht nicht so deutlich wahrnehmbar wie bei der Larve. Am besten erkennt man sie an gefärbten Skelettpräparaten. Die Coronal-Naht verläuft wieder dorsal vom Occipital-Foramen über das Cranium bis zum Median-Ocellus, vor dem sie sich gabelt. Die lateralwärts gerichteten Gabelarme, die den Frontal-Nähten entsprechen, sind sehr kurz im Vergleich zu denen der Larve. Sie begrenzen die Frons caudalwärts. Der von der Frons getragene Median-Ocellus liegt direkt zwischen ihnen. Während die Frontal-Nähte bei der Larve sich bis zu den Frontal-Gruben erstrecken, erreichen sie letztere bei der Puppe bei weitem nicht. Sie sind in Rückbildung begriffen.

Das Labrum hat etwa halbkreisförmige Gestalt angenommen; sein

vorderer Rand ist zipfelförmig eingeschnitten. Aus der Verschiebung der Borsten B I, die auf dem Wulst stehen, der hinter den beiden Zipfeln nahe dem Vorderrande des Labrums gelegen ist, ersieht man, daß das Labrum sich derart vergrößert hat, daß die zwischen den Borsten B I, die bei der Larve auf der Grenze zwischen Labrum und Epipharynx liegen, und der Ansatzstelle des Epipharynx gelegene Partie zu den zipfelförmigen Enden ausgewachsen ist. Durch die Auflösung der Clypeo-Labral-Naht ist ein Übergang von Labrum und Clypeus ohne jegliche Grenznaht bedingt.

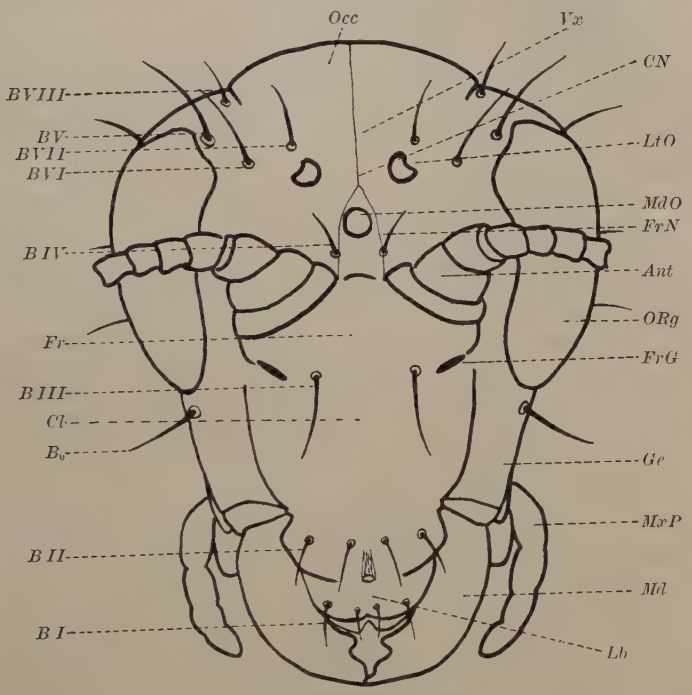


Abb. 10. Puppenkopf dorsal.

Nur der Unterschied, daß bei der Puppe das Labrum völlig pigmentlos ist, der Clypeus aber einen Anflug von Pigmentierung aufweist, läßt eine ziemlich genaue Grenze zwischen den beiden Skleriten erkennen.

Durch die einheitliche, wenn auch sehr schwache Pigmentierung des Clypeus kommt die für die Larve typische Zweiteiligkeit in einem pigmentlosen Anteclypeus und einem stark pigmentierten Postclypeus in Fortfall. Die Größenunterschiede zwischen dem larvalen und pupalen Clypeus sind sehr stark. Der Clypeus der Puppe ist mehr denn doppelt so lang wie der der Larve. In der Breite sind sie sich ungefähr gleichgeblieben. Durch die Auflösung der Frontal-Nähte, die bei der Larve die Antecoxalstücke vom Clypeus trennen, verschmelzen letztere mit

dem Clypeus. Gleichzeitig erscheinen auch die von den Antecoxalstücken gebildeten Precoilae als ein Produkt des Clypeus. — Das Verschwinden der Antecoxalstücke ist ein typisches Beispiel dafür, daß mit der Höherentwicklung eines Insekts sehr oft ein Fortfall primitiver Elemente, wie in diesem Fall der Antecoxalstücke, verbunden ist. — Die Precoilae liegen bei der Puppe in je einem Einschnitt auf der vorderen Hälfte des Clypeus. Durch diese Einschnitte wird der Clypeus in einen vorderen und einen hinteren Teil zerlegt. Welche Wachstumsvorgänge

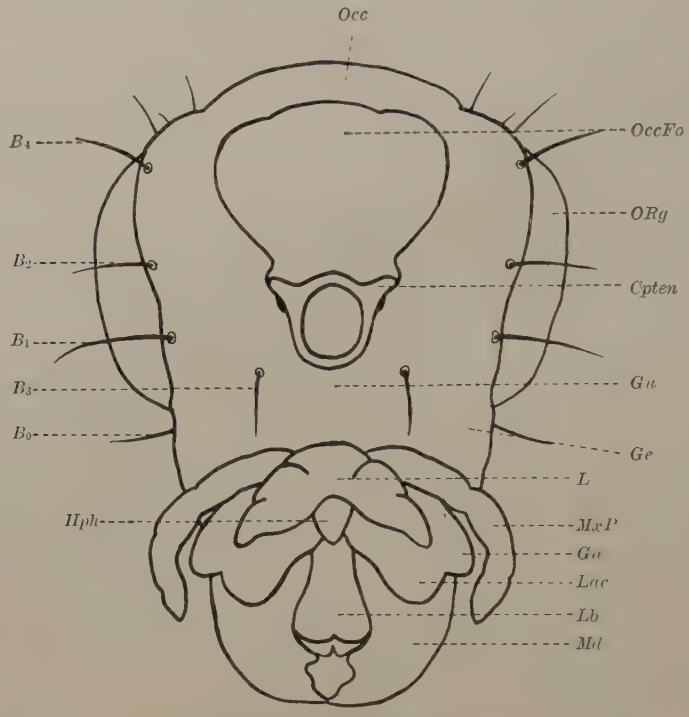


Abb. 11. Puppenkopf ventral.

auf dem Clypeus vor sich gegangen sind, ist aus der Lage der Precoilae und der auf dem vorderen Abschnitt des Clypeus gelegenen Borsten B II zu ersehen. Der hintere schildförmige Teil des Clypeus entspricht ungefähr den hinteren $^2/_3$ des Postclypeus der Larve; das vordere Drittel des Postclypeus sowie der Anteclypeus der Larve liegen bei der Puppe vor den Precoilae, wie aus der Stellung der Borstengruppe B II hervorgeht. Ein Vergleich der Lageverhältnisse des Clypeus bei der Larve und Puppe führt zu dem Ergebnis, daß der Anteclypeus und das daran anschließende Drittel des Postclypeus sich nicht an dem allgemeinen Wachstum des Clypeus beteiligt haben, und daß die Ver-

größerung des Clypeus nur der Streckung der hinteren $^2/_3$ des Postclypeus zuzuschreiben sind.

Lateral legen sich an den Clypeus die ebenfalls stark nach vorn gewachsenen Genae an. Dort wo Clypeus und Genae aneinanderstoßen, kommt es zur Neubildung der Clypeo-Genal-Nähte. Durch die Wachstumsvorgänge der Genae wird der bei der Larve zum größten Teil frei aus dem übrigen Cranium hervorragende Clypeus zu einem festen Teil des Puppencraniums.

Zum Verständnis der weiteren Wachstumsverschiebungen der hinteren Teile des Puppenkopfes ist es notwendig, erst die Veränderungen, denen die Genae unterliegen, zu erkennen. — Auf der Dorsalseite des Larvenauges außerhalb des Ocular-Wulstes steht die Borste B_0. Bei

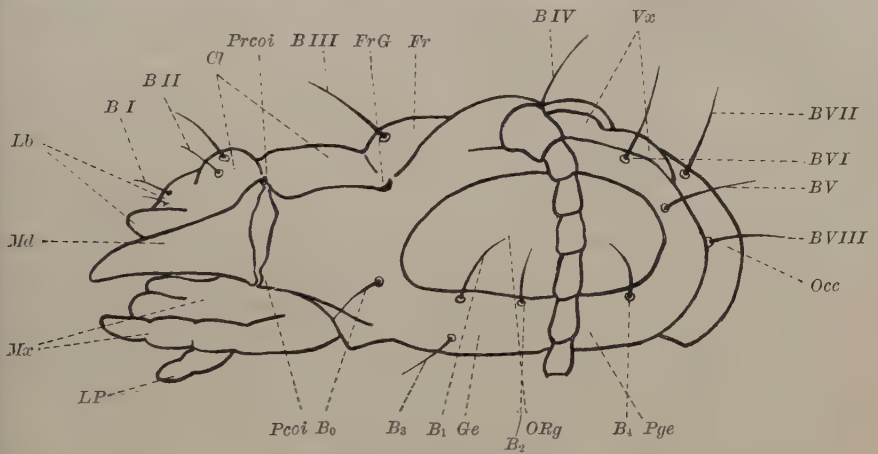


Abb. 12. Puppenkopf lateral.

der Puppe liegt diese Borste unterhalb des Fazettenaugenbezirks und ist etwas lateral verschoben. Ferner liegen auf der ventralen Seite des Larvenkopfes auf dem Augenwulst die Borsten B_1 und B_2 nahe dem Vorderrande des Larvenauges. Bei der Puppe liegen diese Borsten auf der vorderen Hälfte des ventralen Randes der Ocular-Region. Wie ist diese Verschiebung der Borsten zu erklären? Ein Vergleich des Systems von Sinnesborsten von Larve und Puppe gestattet folgende Schlüsse: Derjenige Hypodermalbezirk, der ursprünglich unter dem Larvenauge gelegen ist, hat sich nach dem Hinterende des Puppenkopfes verlagert. Von dieser Verlagerung sind auch die Borsten B_1 und B_2 betroffen. Um die durch diese Verschiebung entstandenen Lücken auszufüllen, mußte der dorsal von dem Larvenauge gelegenen Teil der Genae stark lateral auswachsen. Daß ein solches Wachstum der Genae auch wirklich eingetreten ist, bestätigt die Tatsache, daß die von der Verschiebung der unter dem Larvenauge gelegenen Hypodermis nicht mehr betroffene

Borste B_0 nach der Verschiebung unterhalb des Fazettenauges gelegen ist und von der Dorsalseite auf die Latero-Ventralseite des Kopfes gewandert ist. Mithin ist der Cuticularbezirk, der die Linsen der Larvenaugen bildete, auch zur Bildung der Cornea der Fazettenaugen herangezogen worden. Das Nachhintenschieben der Hypodermis des Ocularbezirks wird weiter dadurch bewiesen, daß die auf den dorsalen Ausläufern der Genal-Nähte befindlichen Borsten B V und die auf dem ventralen Ausläufer derselben Naht inserierenden Borsten B_4 stark gegen das Occiput verschoben wurden. Die medianen Teile der hinteren Kopfhälfte werden dagegen von den durch diese Verschiebung des Ocularbezirks bedingten Veränderungen nicht betroffen; das erhellt aus der Tatsache, daß B VI und B VIII ungefähr in der larvalen Anordnung auch bei der Puppe anzutreffen sind, während die ursprünglich unterhalb von B VI und B VII gelegenen Borsten B V nach der Verschiebung auf einer Höhe zwischen B VI und B VIII liegen. Eine direkte Bestätigung dieser Schlüsse kann allerdings nur an Hand eines umfangreichen Materials von Schnittserien verschiedenster Übergangsstadien gewonnen werden.

Nach diesen Ausführungen können wir uns dem Studium der weiteren Sklerite des Puppenkopfes wieder zuwenden. Die Frons der Puppe unterscheidet sich von der der Larve wesentlich dadurch, daß sie Trägerin von Sinnesorganen, wie Antennen und Median-Ocellus geworden ist. Sie setzt sich zusammen aus vier Bezirken. Auf den beiden Lateralfeldern stehen die Antennen. Das dem Vertex anliegende Feld trägt den Median-Ocellus, während das zum Clypeus gelegene der Sinnesorgane entbehrt und nur die beiden Borsten B III trägt. An dem Aufbau der Ocellen wie auch der Fazettenaugen beteiligt sich die Epidermis des Puppenkopfes nicht. Der Länge nach hat sich die Frons nicht sehr verändert. Ihre Breite allerdings ist erheblich größer geworden durch die Einwanderung der Antennen, die ursprünglich auf den Genae lagen, in den Frontalbezirk. Diese Verschiebung der Antennen aus der primären Lage ist eine auch bei anderen Insektenformen sehr oft anzutreffende Erscheinung. Bei dieser Verschiebung wandern die Antennen meist von den Frontal-Gruben längs der Frontal-Nähte in den Frontalbezirk hinein.

Als Vertex haben wir bei der Larve das zwischen dem Gabelpunkt der Epicranial-Naht und den Borsten B VI und B VII gelegene Kopfgebiet bezeichnet. Durch die oben besprochenen Wachstumsvorgänge ist dieses Gebiet auf einen schmalen Streifen reduziert, für welchen die Bezeichnung Vertex nicht mehr angebracht ist. Da die Occipital-Nähte sich verkürzt haben, wird ein Teil des Occiputs zum Vertex. Aus diesem Grunde müssen wir den Begriff Vertex erweitern und ihn auch auf den neu hinzugekommenen Teil ausdehnen. Als vordere Grenze des

Vertex gelten die zwischen dem Median-Ocellus und den Lateral-Ocellen verlaufenden Reste der Frontal-Nähte. Den lateralen Saum des Vertex bildet zum Teil der Rand der Ocular-Region bis zur Borste B VI, und von da geht die laterale Grenze weiter zum Ausläufer der Occipital-Naht in Höhe der Borsten B VIII. Die Verbindungslinie der dorsalen Enden der Occipital-Nähte bildet die hintere Grenze des Vertex. Die beiden hinter dem Median-Ocellus gelegenen Lateral-Ocellen gehören dem Vertex an. Durch die Vergrößerung des Vertex auf Kosten des Occiputs sind die bei der Larve die vordere Grenze des Occiputs bildenden Borsten B VII ins Innere des Vertex verlagert worden.

Über die Veränderungen der Genae war schon die Rede. Die unter dem Puppenintegument sich entwickelnden Fazettenaugen der Imago werden von Genae mit einer völlig pigmentlosen Chitinhaut überdeckt, durch die der Imago schon vor dem Schlüpfen Lichtreize vermittelt werden. Ventral gehen die Genae in die Gula über. Die bei der Larve deutlich ausgeprägte Gular-Naht geht bei der Puppe verloren. (Wiederum Verschwinden eines primären Charakteristikums.) Allerdings ist die Puppen-Gula nicht ganz identisch mit der der Larve; denn die hintere Hälfte der Gula der Larve — etwa der Teil hinter den Borsten B_3 — ist für die Neubildung des unteren Teils des Occipital-Foramens, durch welche das Nervensystem in das Cranium eintritt, verwandt worden. Der vordere Teil aber hat sich zusammen mit dem Clypeus und den Genae stark gestreckt. Auf das Wachstum dieser drei Teile ist die Größenzunahme des Puppenkopfes fast allein zurückzuführen. Die auf späteren Puppenstadien sichtbaren Faltungen und Wülste der Gula werden hervorgerufen durch die unter der Gula liegenden Neubildungen der Basalteile des Labiums und der Maxillen der Imago. Die bei der Larve vorhandenen Gular-Gruben fehlen. Eine Erklärung hierfür sei gegeben bei der Untersuchung des Tentoriums.

Die Antennen der Puppe haben mit denen der Larve fast nichts mehr gemein. Die langen vielgliedrigen und fadenförmigen Antennen der Puppe bilden einen scharfen Gegensatz zu den kurzen, dreigliedrigen und keulenförmigen larvalen Antennen. Ein weiterer Unterschied ergibt sich aus der verschiedenartigen Stellung beider Antennentypen. Von der ursprünglichen Stellung der larvalen Antennen auf den Genae ist die pupale Antenne auf den Frontalbezirk gerückt. Dieser Übergang ist derart erfolgt, daß der hypodermale Teil der larvalen Antennenbasis sich von dem epidermalen Teil loslöste und nach Verschwinden der Frontal-Nähte in die Frontalregion einwanderte. Dieser basale Teil bleibt trotz der Verschiebung in steter Verbindung mit der Larvenantenne, da von ihm aus fortlaufend neue Antennenglieder gebildet werden, deren vorderstes in die larvale Antenne mündet und deren Innervation besorgt. Hierdurch wird es ermöglicht, daß die Larve

während der Zeit, in der sie sich zur Puppe umwandelt, die Sinnesfunktion der Antenne beibehält. Da die vollentwickelte Puppenantenne mit ihren etwa 35 Gliedern gut die Länge des halben Puppenkörpers erreicht, so kann die noch vom Larvenintegument bedeckte Antenne der Puppe natürlich nicht geradlinig von ihrer Basis bis zur Spitze der Larvenantenne verlaufen, sondern sie gelangt erst hierhin, nachdem sie vor dem Fazettenauge einen ventral gerichteten Bogen gemacht hat, dann am Augenrand causal verläuft, an dessen Mitte wieder dorsal aufsteigt und von der dorsalen Seite geradlinig auf die Larvenantenne zustrebt (Abb. 13). Durch den Druck des Larvenschädels wird die pupale Antenne derart in das Fazettenauge gepreßt, daß bei jungen Puppen eine tiefe Furche auf dem Fazettenaugenbezirk zurückbleibt. Bei älteren Puppenstadien verschwindet diese Furche wieder, so daß die Ocular-Region wieder konvexe Formen annimmt.

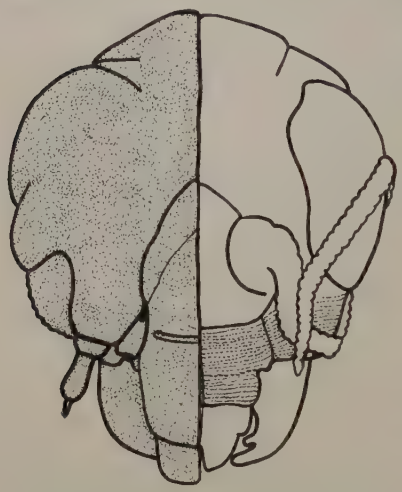


Abb. 13. Kopf einer Larve, deren rechtes Kopfintegument kurz vor der Verpuppung entfernt ist, um die Lage der pupalen Antenne, den gefalteten Clypeus und die Genae zu demonstrieren. (Linke larvale Hälfte punktiert. Falten des Clypeus und der Genae durch Strichelung wiedergegeben.)

Gehen wir über zur Untersuchung der Mundwerkzeuge (Abbild. 11 und 12). Die Mundwerkzeuge der Puppe unterscheiden sich wesentlich von denen der Larve dadurch, daß die Maxillen und das Labium sich vergrößern, während die Mandibeln reduziert werden. Diese Umbildung erklärt sich daraus, daß die Mundwerkzeuge der Puppe den Übergang zu denen der Imago bilden, die sich stark von denen der Larve unterscheiden. Bei letzterer sind die Mundgliedmaßen eingestellt auf eine intestinale Verdauung, die eingeleitet wird durch die mechanische Zerkleinerung der Nahrung mit Hilfe der kräftigen Mandibeln. Bei der extraintestinalen Verdauung der Imago kommt den kleinen und zierlichen Mandibeln nur noch die Funktion zu, die Nahrungspartikeln zu lockern und dem zersetzenden Speicheldrüsensekret besser zugänglich zu machen. Der gelöste Nahrungsbrei wird dann von den Maxillen und dem Labium zusammengebürstet und in die Mundhöhle befördert. — Die tiefgreifende Umgestaltung der Mundgliedmaßen ist nur dadurch möglich, daß auf dem Puppenstadium eine Nahrungsaufnahme vollends unterbleibt.

Die Mandibeln (Abb. 14) ähneln noch stark denen der Larve. Auch

verlieren sie nicht wie die übrigen Mundgliedmaßen ihre Chitinisierung, die zwar schwächer als bei der Larve, aber im Verhältnis zu dem übrigen pigmentfreien Puppenintegument noch sehr auffallend ist. Ein Übergang zu den Mandibeln der Imago zeigt sich in ihrer schon deutlichen Abflachung, sowie in dem Verlust der hinteren Zähne und der Prostheca. Dieser Verlust erklärt sich damit, daß die Mandibeln die Funktion, die Verdauung auf mechanischem Wege einzuleiten, zum großen Teil einbüßen. Die Artikulation sowie die Ausbildung der Mandibular-Sehnen ist dieselbe wie bei der Larve. Es fehlen auch die Basimandibulae, die als Charakteristika des Larvenstadiums typisch sind.

Infolge der Tendenz der ersten Maxillen, sich einander zu nähern, ist das Labium, das ursprünglich mit den Maxillen in *einer* Ebene liegt, aus dieser Ebene verdrängt worden und liegt ventral von den Maxillen. Die bei der Larve nebeneinanderliegenden Organe kommen damit übereinander zu liegen. Erst nach dieser Verschiebung ist morphologisch eine Unterscheidung zwischen Ober- und Unterkiefer berechtigt.

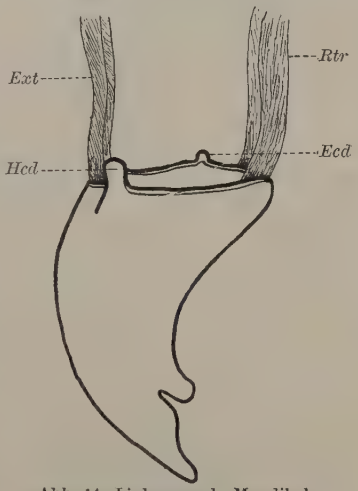


Abb. 14. Linke pupale Mandibel von der Ventralseite.

Die Maxillen stellen stark fleischige, membranöse und pigmentlose Gebilde dar. Das Grundglied der larvalen Maxillen ist gänzlich zurückgebildet. Die an der häutigen Gula direkt inserierenden Maxillen bestehen nur aus den am Grunde miteinander verwachsenen Lacinia, Galea und Palpifer, der den Palpus maxillaris trägt. Lacinia und Galea sind bei der Puppe deutlich geschieden, während diese Trennung bei der Larve nur eben angedeutet ist. Der auf dem Palpifer basierende Palpus maxillaris hat seine Gliederzahl auf fünf undeutlich segmentierte heteronome Glieder vermehrt. Das letzte Glied trägt an seiner Spitze einige Sinnesstiftchen. Sinnesborsten fehlen.

Das Labium ist ebenso wie die Maxillen stark in die Länge gewachsen und ebenfalls wie diese von einer membranösen pigmentfreien Chitindecke überzogen. Die Labial-Palpi sind zu hornähnlichen Fortsätzen umgebildet und tragen wie die Maxillar-Palpi Sinnesstiftchen. Die beiden Palpigers sind zu einem einheitlichen Basalstück geworden; nur an der Ansatzfläche der beiden Palpi sind sie durch einen kleinen Einschnitt getrennt, der darauf hindeutet, daß der Palpiger ein Verschmelzungsprodukt paariger Anlagen ist. Der Palpiger inseriert an der Gularhaut.

Der Epipharynx wie auch der Hypopharynx sind bei der Puppe

ähnlich wie bei der Larve gebaut, und entsprechend allen in der Metamorphose befindlichen Teilen äußerst feinhäutig und nicht pigmentiert. Die bei der Larve auf dem Epipharynx stehenden Borsten sind verschwunden. Dadurch wird der Epipharynx glattwandig und unterscheidet sich nicht mehr von der übrigen die Mundhöhle auskleidenden Haut.

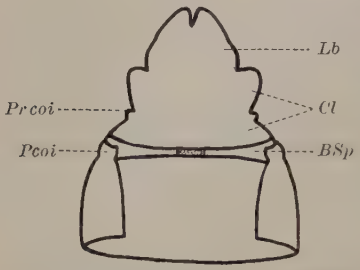


Abb. 15. Ventrale Ansicht des vorderen Teiles des Puppenkopfes und der Basalspange des Hypopharynx. (Nach Entfernung der Gularregion und der Mundwerkzeuge außer dem Labrum.) Ansatzstelle des Hypopharynx punktiert.

Der Hypopharynx hat folgende Änderung erfahren. Bekanntlich war bei der Larve der Hypopharynx an einem ⊔-förmigen Spangensystem befestigt. Diese Befestigung modifiziert sich derart, daß die wagerechte Spange sich von den beiden lotrechten ablöst und beiderseits an der Innenseite des Craniums ventral von den Postcoilae, aber dorsal der Gularhaut inseriert und sich zu einem im Vergleich zu den feinen Spangen der Larve mächtigen Balken umbildet, auf dem der Hypopharynx basiert (Abb. 15). Die beiden übrigen Spangen legen sich mit den oberen Enden zusammen und dienen als Stütze der Pharyngealwand.

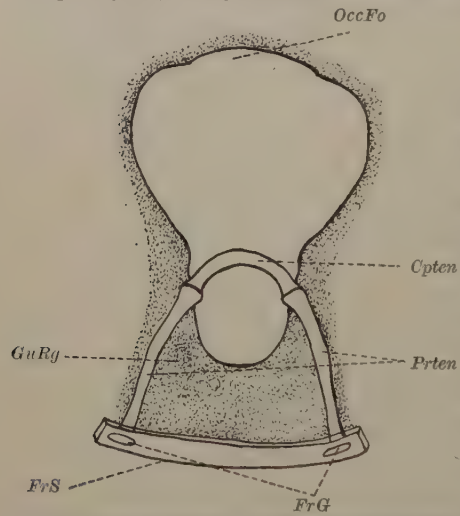


Abb. 16. Pupales Tentorium. Punktiert wiedergegeben die Innenseite des ventralen Teils des Puppenkopfes. Das Corpotentorium liegt in der Zeichenebene. Das Pretentorium mit dem zwischen den Frontalgruben gelegenen Frontalbezirk ragt schräg nach oben.

Wie manche Teile des Exoskeletts, so hat auch das Endoskelett gründliche Änderungen erfahren. Bei der Larve waren die beiden dorsalen und ventralen Arme zusammen mit dem Body die Hauptbestandteile des Tentoriums. Sehen wir zu, was von diesen Teilen bei der Puppe noch erhalten ist und welche Bildungen neu hinzugetreten sind. — Verfolgt man die dorsalen Arme des Tentoriums von den Frontal-Gruben kopfeinwärts, so sieht man, daß sie auf der Grenze zwischen dem vorderen und hinteren Abschnitt des Occipital-Foramens inserieren (Abb. 16). Die Insertionsstellen sind die früheren Gular-Gruben, die verwachsen und äußerlich nicht mehr sichtbar sind. Von den ventralen, schon bei der Larve recht minimalen Tentorialarmen ist nichts mehr als die Stelle der

früheren Invagination erhalten geblieben, und auf diesen Rudimenten basieren die dorsalen Arme, die nunmehr von Dorsalseite zur Ventralseite des Kopfes reichen. Sie werden in ihrer neuen Ausbildung bei der Puppe als Pretentorium bezeichnet. Beim Schlüpfen der Imago wird das Pretentorium durch die Frontal-Gruben aus dem neu angelegten Endoskelett entfernt. Außer den ventralen Armen ist das Body in Verlust geraten. Schon bei den Häutungsvorgängen der Larve wurde dieser Teil des Tentoriums jedesmal zerstört, aber durch Verwachsen der beiden Armpaare stets wieder neu aufgebaut. Nach dem Schlüpfen der Puppe aber unterbleibt die Bildung des Body, da ja auch die ventralen Arme rudimentär geworden sind. Diesen Verlust eines Tentorial-Bestandteiles ersetzt aber der Neuerwerb des sogenannten Corpotentoriums. Das Corpotentorium entsteht dadurch, daß die Hypodermis an der Stelle der am vorderen Occipital-Foramen der Larve gelegenen Gular-Gruben Fortsätze in das Occipital-Foramen schicken, die sich trennend zwischen Darmkanal und Nervensystem schieben. Die für den Durchtritt des Nervensystems notwendige Öffnung auf der Ventralseite des Puppenkopfes wird auf Kosten der Gular-Region gewonnen. Die beiden Seitenarme verwachsen alsdann zu dem Corpotentorium, welches das Hinterhauptsloch in zwei Teile zerlegt, wovon der untere kleinere dem Nervensystem, der obere größere dem Darmkanal als Eintrittsöffnung in die Schädelkapsel dient. Das Supratentorium der Larve ist vollkommen reduziert.

C. Das Kopfskelett der Imago.

Wenngleich sich der imaginale Kopf durch seine außerordentlich gestreckte Gestalt auch wesentlich unterscheidet von dem kurzen und gedrungenen Kopf der Larve und der Puppe, so sind die Veränderungen, die in der Metamorphose von der Puppe zur Imago vor sich gehen, doch nicht so stark, als es nach den Unterschieden der Größenverhältnisse den Anschein haben könnte. —

Wie schon bei der Untersuchung der Puppe angedeutet, ist die Entwicklung der Schädelkapsel im allgemeinen schon auf dem Puppenstadium abgeschlossen. Als Neuanlagen treffen wir bei der Imago die Fazettenaugen und die Ocellen. Weitere Vervollkommnungen treten ein in der Ausbildung von Gelenkverbindungen zwischen dem Kopf und seinen Anhängen, ferner in dem weiteren Ausbau des Tentoriums usw. Der bei der Puppe stark dorsoventral zusammengedrückte Schädel dehnt sich wieder aus und nimmt vollere Formen an. Allgemeine Unterschiede zeigen sich in der Pigmentierung und Chitinisierung des Kopfes. Die Puppe, durch ihren Kokon geschützt vor direkten von außen her auf sie einwirkenden Reizen, kann auf einen Chitinpanzer verzichten; die Imago dagegen muß diese Schutzhülle wieder um so stärker ausbilden, als sie jeglichen Einflüssen ihrer Umgebung direkt ausgesetzt ist.

Das Längenwachstum des Imagokopfes resultiert lediglich aus einer außerordentlich starken Streckung des Clypeus und der ihm anliegenden Genae, sowie aus der Umgestaltung der Gular-Region, beruhend auf Neubildung der maxillaren Grundglieder. Mit der schnabelartigen Verengung des vorderen Kopfabschnittes ordnen sich die Mundwerkzeuge büschelartig am apikalen Ende des Kopfes an.

Die Chaetotaxis hat sich nach der Metamorphose ebenfalls grundlegend umgestaltet. Von den primären Sinnesborsten, die bei der Larve und Puppe in gleicher Weise ausgebildet sind, ist nichts mehr vorhanden. Sie sind einer ziemlich gleichartigen Behaarung des Craniums gewichen. Dieser Behaarung kommt wohl kaum eine Sinnesfunktion zu, sie ist eher eine Schutz- und Schmuckeinrichtung der Imago. Der Grund für diese Abänderungen mag folgender sein. Die Larve besitzt ziemlich unvollkommene Sinneswerkzeuge. Die Punktaugen der Larve stehen an Sehvermögen den Fazettenaugen der Imago bei weitem nach. Ebenso verfügen die kurzen larvalen Antennen lange nicht über einen so großen Aktionsradius wie die der Imago. Sie dienen wahrscheinlich mehr der Geruchswahrnehmung als der Tastfunktion, welche die imaginalen Antennen ausüben. Es muß daher jeder feindliche Reiz auf andere Weise möglichst schnell von der Larve aufgenommen werden, damit sie trotz ihres geringen Lokomotionsvermögens sich ihm entziehen kann. Diese Funktion der Reizaufnahme übernehmen bei der Larve die auf dem ganzen Körper ziemlich gleichmäßig verteilten Sinnesborsten. Letztere stellen ein direkten Reizen gut zugängliches System von niederen Sinnesorganen dar. Bei der Puppe sind die Sinnesborsten gleich gut entwickelt wie bei der Larve. Das ist nicht erstaunlich, da die noch in der Entwicklung begriffenen höheren Sinnesorgane, wie Fazettenaugen, Ocellen und Antennen, noch nicht aktionsfähig, und die direkten Sinnesorgane der Larve, die Punktaugen und Antennen, verschwunden sind. So erklärt es sich, daß auch die Puppe als Übergangsstadium nicht absolut auf die Ausbildung von Reizapparaten verzichten kann. Bei der Imago liegen die Verhältnisse anders. Lichtreize werden von den hochdifferenzierten Fazettenaugen wahrgenommen, die noch in ihrer Funktion von den Ocellen unterstützt werden. Diese Sinnesapparate in Verbindung mit den wohlentwickelten Bewegungsorganen ermöglichen es der Imago, sich widrigen Reizen schnell zu entziehen. Es kommen noch hinzu die Antennen mit ihrer mechanischen Reizfunktion. — Die Ausbildung dieser hochentwickelten Sinnesorgane ermöglicht es der Imago, auf das System der Sinnesborsten der Larve und Puppe zu verzichten.

Gehen wir über zu der eigentlichen Untersuchung des Imagokopfes (Abb. 17, 18 und 19). Da das Cranium im wesentlichen mit dem der Puppe übereinstimmt, so können wir uns bei seiner Untersuchung kurz fassen und wollen nur auf die neu auftretenden Bildungen näher eingehen.

Die Epicranial-Naht ist wie bei der Puppe recht schwach ausgeprägt und nur in den drei Winkeln, die von der Coronal-Naht und den Frontal-Nähten gebildet werden, in welchen die Ocellen liegen, deutlich sichtbar. Das Labrum ist eine dreieckige bis herzförmige Platte. Da die Clypeo-Labral-Naht verschwunden ist, geht das Labrum direkt in den Clypeus

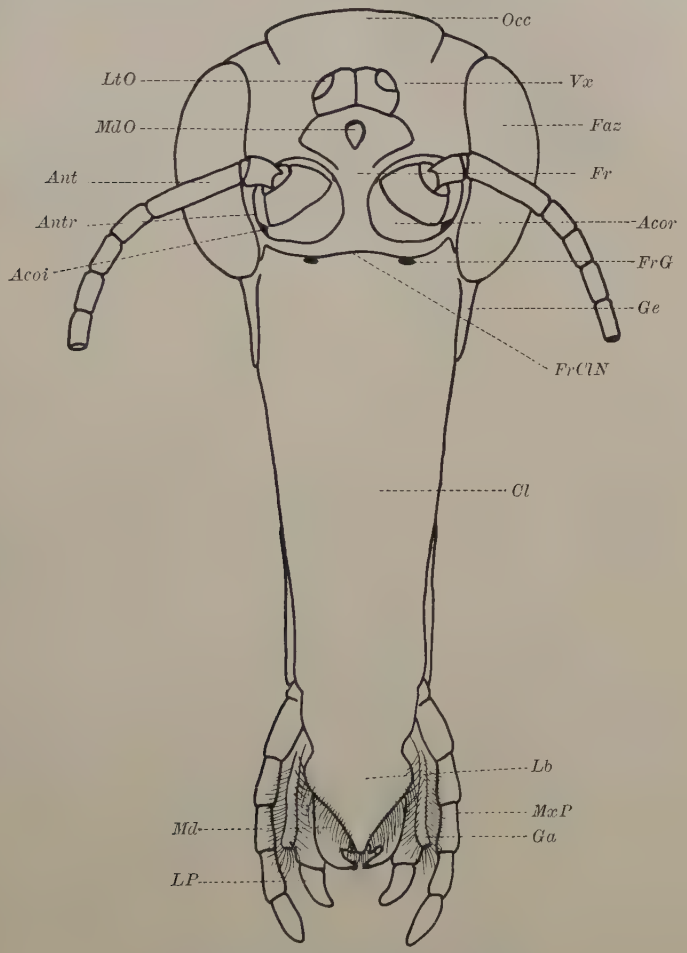


Abb. 17. Imaginaler Kopf von der Dorsalseite.

über. Otanes sieht die beiden Precoilae als Grenzpunkte zwischen Labrum und Clypeus an. Aus den Untersuchungen am larvalen und pupalen Kopfskelett war aber zu ersehen, daß auch das *vor* den Precoilae gelegene und die Borsten B II tragende Gebiet zu dem Clypeus gehörte. Demnach können auch bei der Imago die Precoilae nicht die vordere Grenze des Clypeus bilden, und der vor ihnen gelegene dorsale Teil des

Kopfes muß zum Teil noch zu dem Clypeus gehören. Ein Vergleich zwischen den vorderen Kopfpartien bei Puppe und Imago ergibt ganz einwandfrei, daß das Labrum nur aus dem dreieckigen Bezirk vor den Precoilae besteht, während der daran anschließende ebenfalls vor den Precoilae liegende rechteckige Teil zum Clypeus gehört. Schon bei der

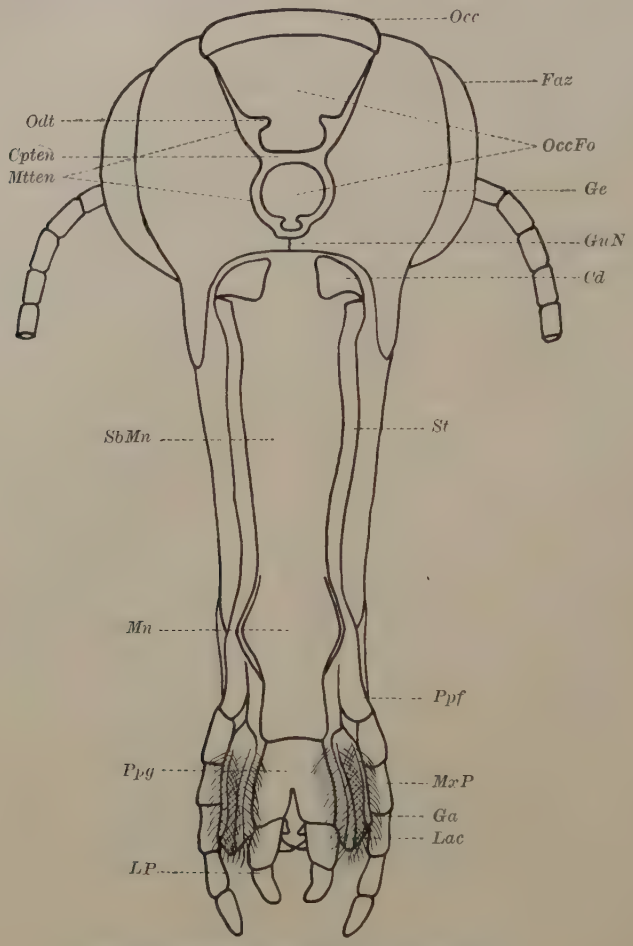


Abb. 18. Imaginaler Kopf von der Ventralseite.

Puppe war der Clypeus ziemlich vergrößert worden; bei der Imago geht die Streckung so weit, daß der Clypeus die Hälfte der ganzen Kopflänge ausmacht. Dadurch erhält der Kopf der Imago seine schnabelartige Form. Lateral geht der Clypeus direkt in die Genae über unter Auflösung der bei der Puppe neu ausgebildeten Fronto-Genal-Nähte. Als einzige Grenznaht des Clypeus hat sich durch alle drei Entwicklungs-

stadien die Fronto-Clypeal-Naht erhalten. — Präpariert man eine Imago kurz vor dem Schlüpfen aus der Puppenhülle heraus, so sieht man, daß der Clypeus der Imago schon in seiner ganzen Länge vorgebildet, aber durch zahlreiche Querfalten (etwa 30) so eng zusammengeschoben ist, daß er in der Puppenhaut noch Platz findet. Nach dem Schlüpfen entfaltet sich der zunächst noch weichhäutige Clypeus, um dann seine definitive Form anzunehmen und zu erhärten. Die Streckung des Clypeus verläuft gleichzeitig mit den ihm anliegenden Genae. — In der obigen Untersuchung ist vielfach auf die Precoilae hingewiesen worden. Es sei bemerkt, daß die Precoilae der Imago nicht mehr mit denen der Puppe und Larve übereinstimmen. Bei der Larve sind die Precoilae ein typisches Acetabulum. Bei der Puppe verloren die Precoilae schon stark an Deutlichkeit, bei der Imago sind die Precoilae gänzlich zurückge-

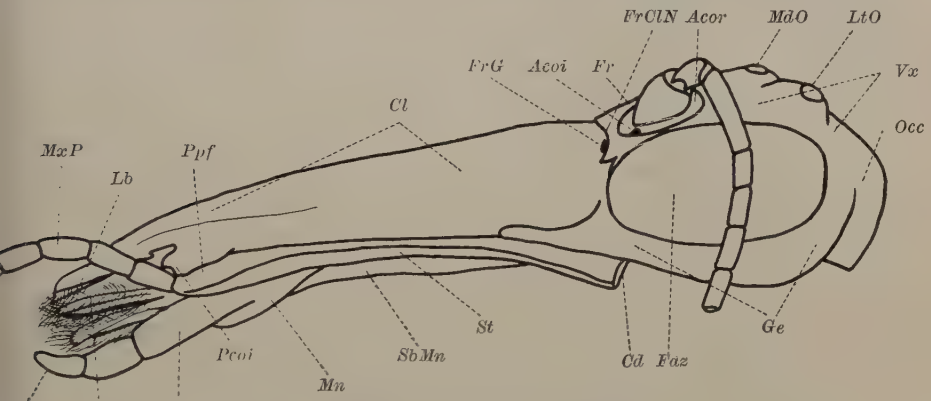


Abb. 19. Imaginaler Kopf von der Lateralseite.

bildet und durch eine laterale Einbuchtung des Clypeus ersetzt, in welcher der zapfenartig verlängerte Epicondylus der Mandibel artikuliert.

Zu beiden Seiten des Clypeus liegen die Genae und stellen mit ihm ein einheitliches Gebilde dar. An ihrem dem Labrum zugekehrten Ende laufen die Genae in die Postcoilae aus, welche bei der Imago nicht mehr ventral, sondern lateral gleich unterhalb der Precoilae liegen. Die Postcoilae haben im Gegensatz zu den Precoilae ihren Charakter als typische Acetabula beibehalten, und der Hypocondylus der Mandibel ist beweglich, aber zugleich recht fest mit ihnen verbunden.

Es schiebt sich bei der Imago ventral unterhalb des Occipital-Foramens zwischen die Genae die neugebildete Gular-Region, welche besteht aus den Basalgliedern der Maxillen und des Labiums sowie aus den diese Stücke verbindenden membranösen Häuten. Als direkte Verbindung der Genae miteinander ist eine schmale Brücke unterhalb des Occipital-Foramens geblieben. Diese Brücke, die Genaponta, stellt einen Teil der unverändert in den Imagokopf übergegangenen Gular-Region der Puppe

dar. Der übrige Teil der pupalen Gular-Region gestaltet sich weitgehend um, indem er die Cardines und Stipites der Maxillen sowie das an das Labium sich anschließende Mentum und Submentum und deren Verbindungshäute bildet. Das homogen zarthäutige Integument der Puppengula differenziert sich also in starr chitinöse Teile und deren membranös bewegliche Verbindungshäute.

Kehren wir zur Untersuchung des Craniums zurück. Auf dem Frontalbezirk fallen uns die großen Öffnungen auf, durch welche die Antennen mit dem Schädelinneren in Verbindung treten. Der Scapes der Antennen ist an seiner Basis in zwei Spitzen ausgezogen, die auf einer zur Längsachse des Kopfes in einem Winkel von 45° stehenden Linie einander gegenüberliegen. Diese Teile des Scapes stehen in Verbindung mit zwei Fortsätzen der Chitincuticula des Craniums, die in die Antennenöffnung hineinragen, und eine gelenkige Verbindung mit den Antennen darstellen. Sie werden nach Otanes als Antacoilae bezeichnet. Die ventro-laterale Antacoila ist stärker ausgeprägt als die dorsale. Im übrigen ist die Antenne durch eine dünne Membran, die Antacoria, mit der Frons verbunden. Hinter den Antacoriae liegt der Median-Ocellus. Es sei betont, daß der Median-Ocellus der Frons angehört und nicht, wie Otanes behauptet, ein Bestandteil des Vertex ist. Auf dem Vertex liegen die Lateral-Ocellen, nicht aber der Median-Ocellus. Die Zugehörigkeit der Ocellen zu den einzelnen Kopfskleriten geht klar hervor aus ihrer Lage zur Epicranial-Naht und deren Fortsätzen. Die Ocellen, deren Linsen von der Epidermis gebildet werden, liegen auf konvexen Erhöhungen des Craniums und sind so gelagert, daß jeder Ocellus nur die Lichtreize aus einer bestimmten Richtung aufnehmen kann. So rezipiert der Median-Ocellus nur die den Schädel von vorn und unten her treffenden Lichtreize, während die Lateral-Ocellen die seitlich von oben her einfallenden Lichtstrahlen aufnehmen. (Die Ausdrücke oben und unten beziehen sich auf den in seiner gewöhnlichen Lage lotrecht gehaltenen Kopf.) Die Fazettenaugen basieren auf dem Genae; die fazettierte Cornea wird von der Cuticula geliefert. Jedes Auge ruht auf einem ringartigen Skleritt, welches von dem übrigen Cranium durch eine Naht getrennt ist. Auf dieser Naht setzt die Cornea der Fazettenaugen an. Das Ocularsklerit ragt also in das Innere dea Auges hinein und ist äußerlich nicht wahrnehmbar. Da das Ocularsklerit stark chitinisiert ist, so fällt es vor allem bei mazerierten Skelettpräparaten sehr auf. Auf dem dorsalen Rande eines jedens Sklerits liegt ein halbkreisförmiger Ausschnitt, dessen morphologische Bedeutung nicht geklärt wurde. Das Vorhandensein eines deutlichen Ocularsklerits legt es nahe, die Augen als Anhänge des Kopfes anzusehen, und ihr Basalteil in den oben erwähnten Skleriten zu suchen.

Die Antennen der Imago (Abb. 20) zeigen starke Behaarung und sind

heteronom vielgliedrig. Die Zahl der Antennenglieder ist rund 35, doch treten Schwankungen bis 3± Glieder auf. Die Anzahl der Glieder entspricht also der bei der Puppe schon vorgebildeten Zahl. Über die Artikulation der Antennen war schon die Rede bei der Untersuchung der Frons. In gleicher Weise wie der Scapes mit der Frons artikuliert, sind auch Scapes und Pedicellus durch 2 Chitinstiftchen miteinander verbunden. Allerdings liegt die Drehachse des Scapes senkrecht zu der des Pedicellus, wodurch eine kreisförmige Bewegung der Antennen ermöglicht wird. Diese Kreisbewegung wird noch dadurch vervollkommnet, daß die einzelnen Geißelglieder beweglich miteinander verbunden sind, und sich nach jeder Richtung gegeneinander bis zu einem gewissen Grade neigen können.

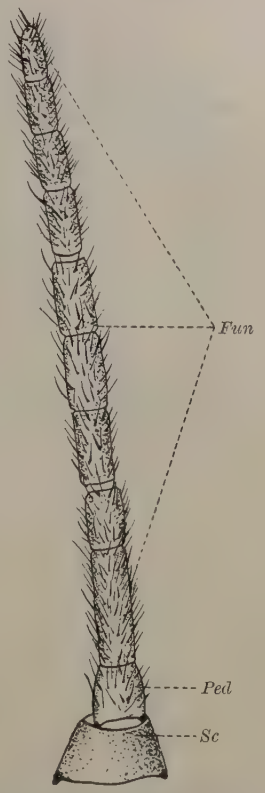


Abb. 20. Imaginale Antenne mit Geißelgliedern aus der Basis, der Mitte und der Spitze der Antenne.

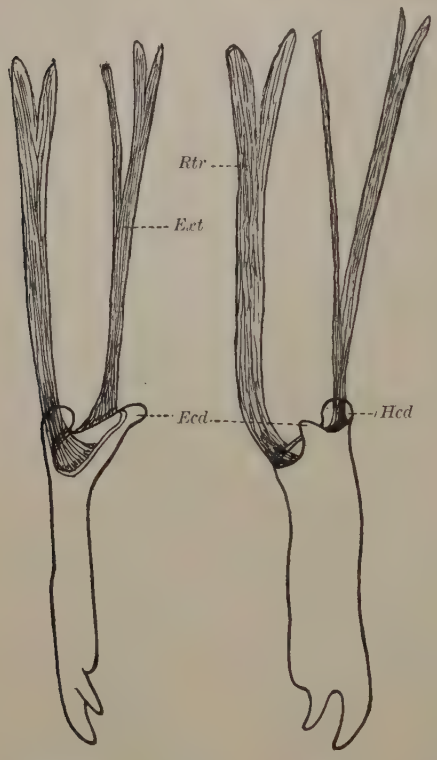
Eine allgemeine Würdigung der imaginalen Mundgliedmaßen ist schon bei ihrem Vergleich mit denen der beiden ersten Entwicklungsstadien im Zusammenhang mit der Untersuchung der pupalen Mundgliedmaßen gegeben. Darum können wir uns gleich dem speziellen Teile zuwenden.

Die Mandibeln (Abb. 21) sind abgeflachte messerförmige Gebilde, die nur an ihrer Artikulationsbasis dreieckige Form bewahrt haben. An ihrem distalen Ende tragen die Mandibeln zwei Zähne, die sich von der Larve über die Puppe auf die Imago übertragen haben. Die Mandibeln sind im Vergleich zu denen der Larve und Puppe recht leicht gebaut, was in ursächlichem Zusammenhang steht mit ihrer veränderten Funktion, die Nahrungspartikeln zu lockern und dem Verdauungssekret zugänglicher zu machen. Der Hypocondylus ist wie bei der Larve und Puppe ein Gelenkknopf; der Epycondylus hat seinen Charakter als Gelenkknopf mehr und mehr verloren und stellt einen langen Zapfen dar, der beweglich mit der „sogenannten" Precoila verbunden ist.

Die Maxillen (Abb. 22). Von der Puppe sind übernommen worden die Anhangsglieder der Maxillen, d. h. der Palpus maxillaris, sowie Lacinia und Galea, doch werden die beiden letzten Teile noch erheblich umgestaltet. Neugebildet werden Cardo und Stipes. Interessant ist es, daß also die definitiven Anhangsglieder der Maxillen morphogenetisch

eher entstehen als deren Basalglieder. Wie schon erwähnt, gehen Cardo und Stipes aus der Hypodermis der Gular-Region der Puppe hervor.

Der Cardo ist eine stark chitinisierte dreieckige, etwas gewölbte Platte, die in einer Wölbung der Genaponta artikuliert. (Otanes unterscheidet dabei zwischen Paracoila der Genaponta und Parartis auf Seiten der Cardo. Doch scheint es zu weit gegangen, wenn man für diese



Schräg lateral. Abb. 21. Dorsal.

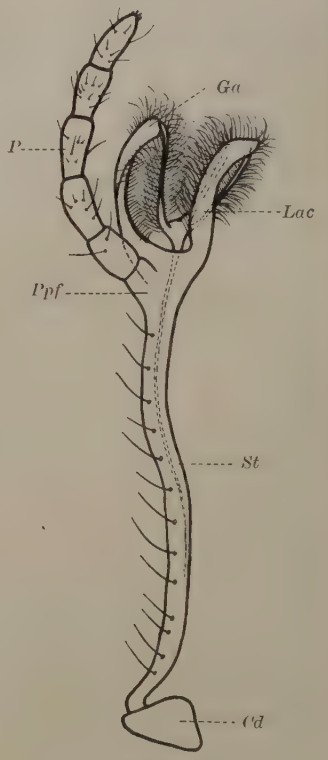


Abb. 22.

Abb. 21. Linke Mandibel der Imago von dorsal und lateral gesehen. — Abb. 22. Rechte Maxille der Imago ventral. Punktiert die unter dem Stipes liegende Sehne der Dorsalspangen.

Art der Artikulation eben dieselben Bezeichnungen, Coila und Artis, gebraucht, wie sie auch bei typischen Gelenkverbindungen, z. B. zwischen Cranium und Mandibeln angewandt werden. Es ist leicht möglich, daß durch solche gleichartigen Bezeichnungen falsche Vorstellungen über die Art der Artikulation hervorgerufen werden, zumal typische Gelenkverbindungen in diesem Falle nicht vorhanden sind.)

Die Stipites sind zwei Chitinleisten, die mit einer Reihe von Borsten besetzt sind. Ihre Länge ist gleich der des Clypeus.

Die beiden Anhänge der Stipites, die Lacinia und Galea, haben sich

aus den lappenförmigen Gebilden der Puppe zu einem komplizierten Spangensystem umgebildet, welches infolge der büscheligen Beborstung sehr wohl befähigt ist, die gelöste Nahrung in die Mundhöhle zu befördern. Von der Ventralseite gesehen bilden die Lacinia und Galea als U-förmige Chitinplatten die direkte Fortsetzung des Stipes. Blickt man dorsal auf die Maxillen, so erkennt man, daß diese beiden Platten verstärkt und unterstützt werden durch drei dünnere Spangen, die aus gemeinsamen Basalstück ausgehend, am distalen Ende mit den U-förmigen Platten verwachsen. Zwei von ihnen vereinigen sich mit der Lacinia, während die dritte mit der Galea verwächst. An ihren Rändern sind die Chitinplatten und -spangen dicht mit Borsten besetzt, wodurch die Lobi ihr einheitliches, büscheliges Aussehen erhalten. An dem Basalstück der dorsalen Spangen inseriert eine chitinisierte Sehne, die mit der Maxillar-Muskulatur in Verbindung steht. Kontrahieren sich diese Muskeln, so wölben sich die U-förmigen Chitinplatten löffelförmig, wodurch den Maxillen die Nahrungsbeförderung wesentlich erleichtert wird. — Die Entwicklungsreihe dieser Maxillaranhänge ist deszendenztheoretisch von Wichtigkeit. Bei der Larve bilden die beiden Lobi noch einen fast einheitlichen Lappen, der nur andeutungsweise seine zukünftige Zweiteiligkeit verrät. Bei der Puppe begegnen wir der typisch zweilappigen Ausbildung von Lacinia und Galea als getrennte Gebilde. Bei der Imago spezialisieren sich die Lobi weitgehend und verlieren dabei wieder den Charakter typischer Lobi externi und interni.

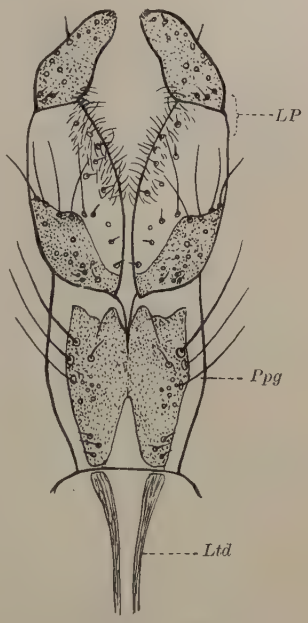


Abb. 23. Labium der Imago. Ventralaufsicht.

Der Palpus maxillaris ist wie bei der Puppe fünfgliedrig. Die einzelnen Glieder tragen Sinnesborsten verschiedener Art. Mit den Genae sind die Maxillen durch die sogenannten Maxacoriae verbunden.

Das Labium (Abb. 23) besteht bei der Imago aus Submentum, Mentum, Palpigers und den Labial-Palpi. Labial-Palpi und Palpigers sind von der Puppe übernommen; die übrigen Teile haben sich neu differenziert, wie Cardines und Stipides der Maxillen. Die Labial-Palpi sind stark mit Borsten besetzt. An das distale pigmentierte Glied der Palpi setzt sich ein pigmentloses fleischiges Glied an, welches auf den Palpigers basiert. Die Angabe Cramptons, die mit der von Otanes in Widerspruch steht, und die besagt, daß die Palpigers voneinander deutlich — zum Teil direkt, zum Teil durch eine Naht — getrennt sind,

daß ferner die Palpigers als Basalglieder der Labial-Palpi anzusehen sind, wird durch diese Untersuchung bestätigt. An den Palpigers inserieren zwei chitinöse Sehnen, die mit der Labialmuskulatur in Verbindung stehen.

Das Mentum schließt sich als schwach chitinisierte Platte an die Palpigers an. Der hintere laterale Teil des Mentums, der schwach nach außen vorgewölbt ist, liegt in einer entsprechenden Bucht der Stipites und ist hier mit den Maxillen, in ähnlicher Weise wie die Cardines mit mit der Genaponta, beweglich verbunden. Die sich nach hinten an das Mentum anschließende und Mentum und Maxillen verbindende Membran ist das Submentum.

Der Epipharynx (Abb. 24) steht mit dem Labrum nur noch am distalen Ende in direkter Verbindung. Die Seiten des Epipharynx ragen über das Labrum hinaus, im Gegensatz zu dem Epipharynx der Larve, der mit dem ganzen Rande des Labrums verwachsen ist. Die zwischen den Rändern von Labrum und Epipharynx entstehende Lücke wird durch eine keilförmige Chitinmembran aufgefüllt. Der Epipharynx ist eine äußerst feinhäutige Membran, in die zu ihrer Verstärkung einige Chitinplatten eingelagert sind. Von diesen Chitinplatten (epipharyngeale Sklerite) liegen zwei größere am Vorderande des Epipharynx, zwei weitere, an denen die epipharyngealen Sehnen inserieren, im hinteren Teil. Das dritte Paar liegt kurz vor dem zuletzt genannten Skleriten. An Sinnesorganen ist der Epipharynx außerordentlich reich. An seinem Außenrande gruppieren sich mehrere Reihen von großen Sinnesborsten. In der Nähe der Medianlinie, auf dem vorderen Rande, stehen einige besonders große Sinneskolben. Zu beiden Seiten der Medianlinie erstreckt sich über den vorderen Teil des Epipharynx ein ungefähr dreieckiger Komplex von feinen Sinnesstäbchen, die durch ihre großen Basalringe ausgezeichnet sind. Lateral von diesem Komplex liegen zwei Felder mit nach vorn gerichteten feinen akzessorischen Borsten. Nahe den Seitenrändern verläuft je eine Reihe der eben schon genannten Sinnesstäbchen, von denen noch ein weiterer Komplex auf der Außenseite der hinteren Chitinplättchen zu finden sind. Im übrigen ist der ganze Rand des Epipharynx besetzt mit großen, schwach ventral gebogenen akzessorischen Borsten. Die Sinnesorgane befähigen die Epipharynx sowohl chemische wie auch mechanische Reize aufzunehmen. Ein Vergleich mit den noch ziemlich einfach gebauten Epipharynx der Larve zeigt, wie sehr sich der Epipharynx der Imago weiter entwickelt hat.

Der Hypopharynx hat sich wie bei der Puppe so auch bei der Imago in demselben Typus erhalten, wie er schon bei der Larve angelegt war. Natürlich hat er sich stärker ausgebildet als auf den beiden ersten Entwicklungsstadien. Am Rande und auf der Ventralseite ist der zungenförmige Hypopharynx mit zahlreichen Borsten dicht besetzt. Der Hypo-

pharynx basiert bekanntlich bei der Puppe auf einem Chitinbalken der an den Genae nahe dem Postcoilae inseriert und die Breite des ganzen Puppenkopfes hat. Dieser Balken ist auch bei der Imago vorhanden, doch ist er bei der Verlängerung und gleichzeitigen Verschmälerung des vorderen Kopfabschnittes stark verkürzt worden. An der Basis des

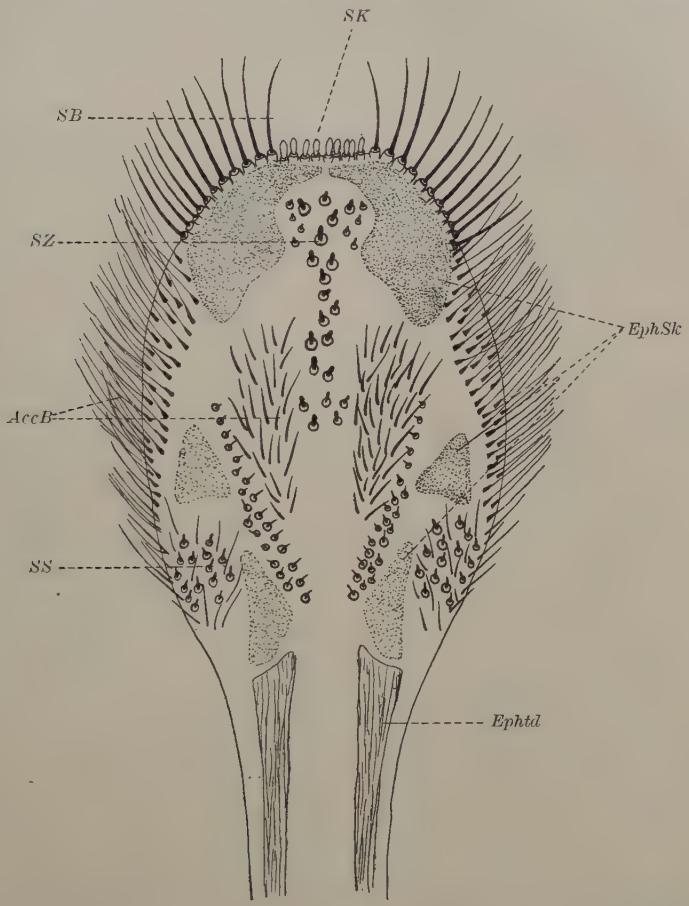


Abb. 24. Epipharynx der Imago. Ventrale Aufsicht. (Punktiert die Epipharyngealsklerite.)

Hypopharynx oberhalb einer halbmondförmigen Chitinplatte mündet der Speicheldrüsenkanal (Abb. 25).

Als letztes sei noch das Innenskelett des imaginalen Kopfes behandelt. Als Neuerwerb treffen wir bei der Imago einige direkt unter der Oberfläche des Kopfes liegende Stützleisten, die das Tentorium vervollkommnen. Die bei der Puppe schon angelegten Teile des Tentoriums gehen aus ihrem weichhäutigen Zustand in harte pigmentierte Chitin-

gebilde über und können so erst als Stützorgane fungieren. Von der Puppe werden folgende Teile des Endoskeletts übernommen: das Pretentorium, welches nach außen durch seine Invaginationsstellen die Frontal-Gruben oder Pretentorina hervortritt; ferner das Corpotentorium, welches das Occipital-Foramen in zwei Teile zerlegt. Als Neugebilde treten auf die Metatentoria, zwei Paare von Chitinleisten, von denen das vordere den dem Darmkanal als Durchgang dienenden Teil des Occipital-Foramens einsäumt, während das hintere Armpaar den unteren Teil des Occipital-Foramens, der dem Nervensystem zum Durchgang dient, unterstützt. In beide Teile des Occipital-Foramens ragen von den Metatentoria je zwei zahnartige

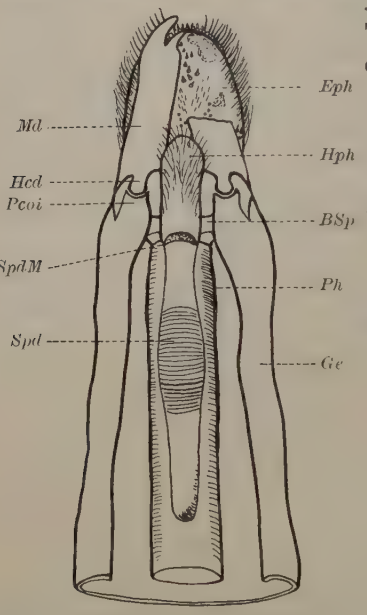


Abb. 25. Ventrale Aufsicht auf den vorderen Abschnitt des imaginalen Kopfes nach Entfernen des Labiums und der Maxillen.

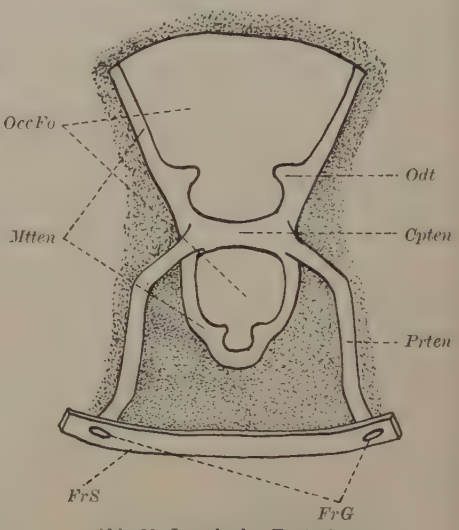


Abb. 26. Imaginales Tentorium. Weitere Erklärung wie zu Abb. 16.

Vorsprünge hinein. Die oberen tragen nach Otanes die Bezeichnung Odontoidea und dienen den Cerv-Episterna, die als skelettale Bestandteile den Kopf und den Thorax miteinander verbinden, als Artikulationspunkte.

III. Zusammenfassung.

Der Kopf der Larve ist kurz und gedrungen und somit der zumeist unterirdischen Lebensweise der Larve gut angepaßt. An cranialen Bestandteilen sind besonders bemerkenswert die deutlich vorhandenen Basimandibulae und die Antecoxalstücke der Mandibeln. Als Sinnesorgane fungieren Punktaugen und kurze dreigliedrige Antennen, welche auf den Genae basieren. Diese noch primitiven Sinnesorgane werden

werden von einem wohl ausgebildeten System von Sinnesborsten wesentlich unterstützt. Die Stellung der Mundgliedmaßen ist hypognath. Die Mundgliedmaßen selbst sind noch primitiv und außer den kräftigen Mandibeln schwach entwickelt. Die Zerkleinerung der Nahrung geschieht zum größten Teil auf mechanischem Wege mit Hilfe der Mandibeln. Das Innenskelett besteht aus 3 ursprünglichen Bestandteilen, dem dorsalen und ventralen Tentorial-Armpaar und deren Verschmelzungsprodukt, dem Body des Tentoriums, sowie dem Supratentorium.

Der Kopf der Puppe ist infolge Längenwachstums des Clypeus und der ihm anliegenden Genae sowie der die Genae verbindenden Gular-Region länger als der der Larve. Die larvalen Charakteristika, die Antecoxalstücke sowie die Basimandibulae sind reduziert worden. An Sinnesorganen werden die vielgliedrigen Antennen neu ausgebildet, welche aus dem Genalbezirk auf die Frons gewandert sind. Das chaetotactische System der Larve ist unverändert auf die Puppe übernommen worden. Aus der Verschiebung der Sinnesborsten zueinander erhellen die Wachstumsvorgänge und die damit verbundenen Verschiebungen der einzelnen skelettalen Kopfelemente. Die Mundwerkzeuge zeigen zwar schon Annäherungen an die der Imago, stehen aber sonst den larvalen Mundwerkzeugen noch recht nahe. Das Tentorium hat sich derart verändert, daß das ventrale Armpaar und das Body der Larve zurückgebildet sind. Als Neuanlage tritt neben dem von der Larve übernommenen dorsalen Armpaar — nunmehr Pretentorium genannt — das Corpotentorium auf, welches das bei der Larve noch einheitliche Occipital-Foramen in einen unteren und oberen Abschnitt zerlegt.

Der Kopf der Imago, der durch seinen schnabelartig verlängerten vorderen Abschnitt den Panorpaten die Bezeichnung „Schnabelfliegen" eingetragen hat, ist durch weiteres, schon auf dem Puppenstadium eingeleitetes Längenwachstum des Clypeus und der Genae außerordentlich vergrößert worden. Die übrigen cranialen Bestandteile des Puppenkopfes sind ziemlich unverändert auf die Imago übergegangen. Das Sinnesborstensystem, welches für Larve und Puppe charakteristisch war, ist einer gleichmäßigen Behaarung des Craniums gewichen. Der Verlust der Sinnesborsten wird durch den Neuerwerb der Fazetten-Augen, der Ocellen und der erst bei der Imago aktionsfähigen, vielgliedrigen Antennen kompensiert. Die Mundgliedmaßen der Imago unterscheiden sich wesentlich von denen der Larve dadurch, daß die bei der Larve primitiv ausgebildeten 1. und 2. Maxillen sich weitgehend spezialisiert haben, während die Mandibeln stark zurückgebildet sind. Es steht dieser Vorgang im Zusammenhang mit der Tatsache, daß die extraintestinale Verdauung der Imago ein mehr fermentativer Prozeß ist, bei dem die Mandibeln ihre Funktion einer mechanischen Vorverdauung zum großen Teil verlieren. Das Tentorium hat die Bestandteile

der Puppe sämtlich übernommen und durch den Neuerwerb der Metatentoria das Endoskelett des imaginalen Kopfes weiterhin verstärkt.

Die vorliegende Arbeit wurde unter Anleitung von Herrn Prof. Feuerborn im Zoologischen Institut zu Münster begonnen und zum großen Teile zu Ende geführt. Es sei mir gestattet, Herrn Prof. Feuerborn für seine Anregungen und sein reges Interesse am Fortschreiten der Arbeit meinen ganz besonderen Dank abzustatten. Ich beendete die Arbeit im Entomologischen Seminar zu Rostock, wo ich seit Juli 1928 als Privatassistent des Herrn Prof. Friederichs beschäftigt bin. Herrn Prof. Friederichs bin ich zu großem Dank verpflichtet, da er mir großzügigerweise hinreichend Gelegenheit gab, neben der beruflichen Tätigkeit meine eigene Arbeit zu vollenden. Nicht zuletzt danke ich Herrn Prof. Schulze, der mich besonders bei der Anfertigung des biologischen Teiles der Arbeit unterstützte.

IV. Erklärung der Abkürzungen.

AccB	Akzessorische Borsten	*GuG*	Gulargrube
Acoi	Antacoila	*GuN*	Gularnaht
Acor	Antacoria	*GuRg*	Gularregion
Acl	Anteclypeus	*Hcd*	Hypocondylus
AcxS	Antecoxalstück	*Hph*	Hypopharynx
Ant	Antenne	*HphSp*	Hypopharyngealspange
Antr	Antennaria	*LP*	Labilapalpus
BSp	Basalspange	*LTd*	Labialsehne
Bant	Basantenna	*L*	Labium
Bmd	Basimandibula	*Lb*	Labrum
Bd	Body	*Lac*	Lacinia
Cd	Cardo	*LtOc*	Lateralocellus
Cl	Clypeus	*Md*	Mandibel
ClLbN	Clypeo-Labralnaht	*Mx*	Maxille
CN	Coronalnaht	*MxP*	Maxillarpalpus
Cpten	Corpotentorium	*MxS*	Maxillarsehne
DA	Dorsaler Arm	*Mn*	Mentum
Ecd	Epicondylus	*Mnten*	Metatentorium
Eph	Epipharynx	*MO*	Medianocellus
EphTd	Epipharyngealsehne	*MuGN*	Midigularnaht
EphSk	Epipharyngealsklerite	*Occ*	Occiput
EphSp	Epipharyngealspange	*OccFo*	Occipitalforamen
Ext	Extensor	*OccN*	Occipitalnaht
Faz	Fazettenauge	*Odt*	Odontoideum
Fr	Frons	*ORg*	Ocularregion
FrG	Frontalgrube	*OW*	Ocularwulst
FrN	Frontalnaht	*Ppf*	Papifer
FrS	Frontalstück	*Ppg*	Palpiger
FrClN	Fronto-Clypealnaht	*Pd*	Pedicellus
Fun	Funiculus	*Ph*	Pharynx
Ga	Galea	*Pcl*	Postclypeus
Ge	Gena	*Pcoi*	Postcoila
GeN	Genalnaht	*Pge*	Postgena
Gg	Grundglied	*Prcoi*	Precoila
Gu	Gula	*Prten*	Pretentorium

Prsth	Prostheca	*SZ*	Sinneszäpfchen
Pa	Punktauge	*Spd*	Speicheldrüse
Rtr	Retractor	*SpdM*	Speicheldrüsenmündung
Sc	Scapes	*St*	Stipes
SB	Sinnesborsten	*Sbmn*	Submentum
SG	Sinnesgruben	*Suten*	Supratentorium
SK	Sinneskolben	*VA*	Ventraler Arm
SS	Sinnesstiftchen	*Vx*	Vertex

V. Literaturverzeichnis.

Fabricius (1775): Systema Entomologiae. — (1796—99): Entomologia systematica. — **Kirby** and **Spence** (1815—28): Introduction to Entomology etc. London. — **Savigny** (1816): Memoires sur les Animaux sans Vertébres, 1. Teil, Paris. — **Strauss-Dürkheim** (1828): Considerations générales sur l'anatomie comparée des animaux articulés etc. Paris. — **Burmeister, H.** (1832): Handbuch der Entomologie. Berlin. — **Bütschli, O.** (1870): Zur Entwicklungsgeschichte der Biene. Z. Zool. **20**. — **Viallanes** (1887): Etudes histologiques et organologiques sur les centres nerveux et les organes des animaux articulés. Ann. des Sci. natur., 7. Sér. vol., **4**. — **Wheeler** (1889): The entomology of *Blatta germanica* and *Doryphora decemlineata*. J. of Morph. **3**. Boston. — **Folsom** (1889): The Segmentation of the Insekt Head. Psyche 8. — (1899): The development of the mouth-parts of *Anurida maritima*. The development of the mouth-parts of *Orchesella*. Bull. Mus. comp. Zool. **36**. — **Uzel:** Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von *Campodea staphylinus*. Zool. Anz. **20**. — **Packard** (1898): Textbook of Entomology. London. — **Korschelt-Heider** (1891—1902): Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Jena. — **Comstock** and **Kochi** (1902): The Sceleton of the Head of Insects. Amer. Naturalist **36**. — **Stitz, H.** (1908): Zur Kenntnis des Genitalapparates der Panorpaten. Zool. Jb., Abt. Anat. **36**. — **Mercier, L.** (1913 bis 1914): Recherches sur la spermatogénèse chez *Panorpa germanica*. C. r. Soc. Biol. Paris **75**. — **Yuassa, H.** (1920): The anatomy of Head and Mouth-Parts of Orthoptera etc. J. of Morph. **33**. — **Crampton** (1921): The Sclerites of the Head and Mouth-Parts of certain immature and adult Insects. Ann. entomol. Soc. Amer. **14**. — **Otanes** (1922): Head and Mouth-Parts of Mecoptera. Ebenda **15**. — **Imms, A. D.** (1925): A General Textbook of Entomology. London. — **Schröder, C.** (1928): Handbuch der Entomologie. Jena.

(Aus der Genetischen Abteilung des Kaiser Wilhelm-Instituts für Hirnforschung, Direktor: Prof. Dr. O. Vogt.)

UNTERSUCHUNGEN ZUR KENNTNIS DER HUMMELFAUNA DES PAMIR-HOCHLANDES.

Zoologische Ergebnisse der deutsch-russischen Alai-Pamir-Expedition der Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft und der Akademie der Wissenschaften der U. d. S. S. R.

Von

William Fred. Reinig.

Mit 20 Textabbildungen.

(Eingegangen am 26. August 1929.)

Inhaltsübersicht.

Seite

1. Einleitung 68
2. Beobachtungen über die Ökologie von *Bombus* im Pamir-Gebiet 73
3. Über die Verbreitung von *Bombus* im Pamir-Gebiet 79
4. Beschreibung der gesammelten Formen 82
   - I. *Bombus* 82
   - II. *Psithyrus* 110
5. Über Variabilität der Bombi des Pamir-Gebietes 110
   - I. Aufhellung der hellen Binden auf Thorax und Abdomen 111
   - II. Bildung von hellen Säumen an den Caudalrändern der Abdominalsegmente 3—5 113
   - III. Obliterierung der schwarzen Binde des 3. Segments von caudal nach oral durch Eindringen roter Haare 114
   - IV. Schwarzwerden der letzten Abdominalsegmente 114
   - V. Obliterieren bzw. Fehlen der Mesothorakalbinde 115
   - VI. Der Melanismus bei turkestanischen Arten 115
   - VII. Über Homochromie und Heterochromie bei Weibchen und Arbeitern 117
6. Schlußbemerkungen 120
7. Zusammenfassung 120
8. Literaturverzeichnis 122

1. Einleitung.

Diese Untersuchungen über die Hummelfauna des Pamir verfolgen zwei Hauptziele: erstens eine systematische Erforschung und zweitens eine Analyse der Variabilität der dort vorkommenden Formen.

Die Hummeln haben sich bereits mehrfach als dankares Objekt für Studien über Variabilität erwiesen (O. Vogt und E. Krüger). Viele Fälle ausgesprochen gerichteter Variabilität (Eunomie) und regionaler Konvergenz und Divergenz sind bei ihnen angetroffen worden. Bei ihnen

konnte u. a. gezeigt werden, daß kleinste Körperbezirke in der Färbung streng eunomisch variieren (Krüger 1928). Außerdem zeigen die Hummeln in typischer Weise die Progression der Weibchen. Die vorliegenden Untersuchungen werden neue Beispiele für die Gebirge Zentralasiens bringen. Diese phänoanalytischen Studien sind zugleich als Vorarbeit für eine genetische Analyse der Rassenbildung und Variabilität gedacht.

Aus dem Pamir sind bisher nur vereinzelte Vertreter der Hummelfauna bekannt geworden. Diese wenigen Tiere sind zudem noch ohne genaue Fundortsangabe zu uns gelangt. Es ist ohne weiteres einleuchtend, daß die Fundortsangabe „Pamir" oder „östlicher Pamir" vollkommen wertlos ist in Anbetracht eines so reich gegliederten Gebirgslandes, das eine Fläche bedeckt, die jener Süddeutschlands kaum nachsteht. Zudem wird die Bezeichnung Pamir häufig auch auf die ostbucharischen Gebirge, speziell auf den Karateghin ausgedehnt. Aus diesem, nach Westen hin recht willkürlich erweiterten Gebiet, sind bisher nicht mehr als fünf Spezies mit einigen Rassen bekannt geworden. Etwas besser war die Hummelfauna des dem Pamir im Norden vorgelagerten Gebirges, des Alai, bekannt. Korb, Grum-Grschimailo u. a. haben hier zu Beginn des Jahrhunderts gesammelt. Fedtschenko hat auf seinen Turkestanreisen in der zweiten Hälfte des vorigen Jahrhunderts wohl als erster Material aus dem Alai, zu Anfang dieses Jahrhunderts auch aus dem Pamirgebiet mitgebracht. Alles andere Material dürfte namentlich von den auf dem Pamir stationierten Soldaten gesammelt worden sein.

Während der Teilnahme an der deutsch-russischen Alai-Pamir-Expedition 1928 gelang es mir, größere Mengen von *Bombus* zu erbeuten. Diesen Untersuchungen liegen die erbeuteten 1350 Exemplare zugrunde, die von 46 Fundorten aus dem Pamir, dem Alai-Tal und dem Alai mitgebracht wurden. Im Alai wurde zwischen 1500 und 3000 m, im Alai-Tal zwischen 2900 und 3300 m und im Pamir in Höhen zwischen 3000 m und 4800 m gesammelt.

Die Reiseroute wurde so eingerichtet, daß möglichst verschiedenartige Gebiete besucht werden konnten. In großen Strichen gezeichnet verlief die Reise folgendermaßen (vgl. Abb. 1). Von Osch (Kirghisistan) wurde der östliche Alai, das östliche Alai-Tal, der östliche Trans-Alai und der östliche Pamir (bis zum Sor-kul) durchquert. Die Rückreise verlief weiter westlich, etwa dort, wo auf alten Karten die Grenze des Emirats Buchara eingetragen ist. Ich habe bereits anderenorts gezeigt, daß diese Grenze ungefähr mit einer tiefeinschneidenden zoogeographischen Grenze zusammenfällt. Ein wenig weiter westlich dieser Grenze lag der Rückweg. Dadurch war ich in der Lage, auch aus diesem Gebiet, das ich kurzweg im Gegensatz zu den östlich gelegenen „Pamiren" als die „west-

lichen Täler" bezeichnen will, Material mitzubringen. Leider war die Flugzeit der Hummeln schon so zeitig zu Ende, daß im nördlichen Teil dieser Gebiete keine Bombi mehr gesammelt werden konnten. Die östliche und die westliche Reiseroute wurden durch die Durchreisung zweier Pamire, des „Großen Pamirs" und des „Alitschur-Pamirs" miteinander verknüpft.

Es scheint mir ratsam, hier eine kurze Charakteristik der zoogeographischen Hauptregionen „Pamir" und „westliche Täler" zu geben.

I westliche Täler; *IIa* nördliche, *IIb* südliche Pamire; *III* Alai-Tal; *IV* Alai.
Abb. 1. Karte der zoogeographischen Regionen des Pamir-Gebietes.

Die Pamire sind äquatorial verlaufende, viele Kilometer breite Hochtäler, die in 3800—4300 m Höhe liegen. Diese Hochsteppen, besser noch Halbwüsten, sind durch gleichfalls äquatorial verlaufende, vielfach mehr als 6000 m hohe Gebirgsketten voneinander geschieden. Nach Westen zu dachen sie sich allmählich ab, gehen dann aber ziemlich plötzlich in die „westlichen Täler" über. Die größeren der westlichen Täler sind orographisch nichts anderes als die unteren Talenden der Pamire, unterscheiden sich von ihnen jedoch sehr stark. Anstatt der ausgedehnten Talsohle, finden wir hier enge Erosionsschluchten, von steil aufragenden Gebirgsketten eingefaßt.

Ebenso groß sind die klimatischen Unterschiede. Wir legen diesen Ausführungen die Angaben der beiden meteorologischen Stationen Post-Pamirsky (im Gebiet der Pamire) und Chorog (im Gebiet der westlichen Täler) zugrunde. Post-Pamirsky, 3640 m hoch gelegen, hat ein Jahresmittel von —1,0° C; Chorog, 2105 m hoch gelegen, verzeichnet +8,8° C als Jahresmittel. Die mittleren Temperaturen des wärmsten und kältesten Monats sind für Post-Pamirsky 13,9° C und —17,6° C, für Chorog 22,5° C und —7,6° C. Die Zahl der Monate mit einem Temperaturmittel von mehr als +7,5° beträgt auf den Pamiren 2—4, in den westlichen Tälern 6. Die Niederschlagsmenge beträgt in Post-Pamirsky 55,6 mm, in Chorog 202,8 mm. In Post-Pamirsky fällt in den Sommermonaten Juni, Juli und August 49% der gesamten Regenmenge, während in Chorog nur 5% fällt. Mithin ist die absolute Regenmenge während der Sommermonate in Post-Pamirsky sogar größer als im regenreicheren Chorog.

Diese großen klimatischen Unterschiede wirken sich selbstverständlich auch in der Vegetation aus. Die baum- und strauchlosen Hochsteppen der Pamire weisen einen kümmerlichen Pflanzenwuchs auf. *Eurotia ceratoides*, *Solenanthus*, *Acantholimon diapensoides*, zahlreiche *Astragalus*-Arten usw. auf den Schuttebenen, *Primula*, *Pedicularis*, *Leontopodium*, *Hedysarum*, *Potentilla*, *Gentiana* usw. auf den Flußwiesen, sind die charakteristischen Vertreter der Flora. In den oberen Teilen der westlichen Täler finden wir dagegen bereits Gebüsche von *Salix*, *Hippophaës* und *Rosa*, noch weiter westlich Obstbäume und die ersten Spuren von Ackerbau. Auch die Krautflora ist hier viel mannigfaltiger.

Den Angaben über die Variabilität von *Bombus* im Pamir sind Untersuchungen über das Variieren dieser Gattung in anderen Gebieten Turkestans angegliedert. Zu diesem Zwecke erfolgte eine genaue Durchsicht des Turkestanmaterials der Sammlung von Prof. Dr. O. Vogt. Leider sind sowohl in meinem als auch im Vogtschen Material verschiedentlich zu kleine Individuenzahlen vorhanden, so daß eine genaue statistische Untersuchung vielfach unterbleiben mußte, und nur eine Aufstellung von Variationsreihen geboten schien.

Den folgenden Ausführungen über Ökologie und geographische Verbreitung sei eine Liste der gesammelten Arten und Varietäten vorausgeschickt, die zugleich einige kurze Fundortsangaben bringt. Bei den als neu festgestellten Formen ist die Seite, auf welcher die Beschreibung erfolgt, angegeben. Varianten, die nur bei Arbeitern und Männchen auftreten, sind nicht mit aufgeführt oder als solche bezeichnet.

I. Bombus.

I. *Pomobombus* Vogt.

elegans Seidl.: Alai, 1950—2000 m, 21. VI. 1928.

II. *Subterraneobombus* Vogt.

melanurus Lep.: Alai und Alai-Tal, 1700—3200 m, 21. VI. bis 3. VII. 1928; aus den westlichen Tälern, 3400—3900 m, 15. VIII. bis 1. IX.1928.

melanurus griseofasciatus (S. 83): Pamire, 3700—4500 m, 5. VII. bis 29. VIII. 1928.

fedtschenkoi Mor.: Alai und Alai-Tal, 3200 m, 26. VI. bis 3. VII. 1928.

fedtschenkoi zonatoides (S. 84): Alai-Tal, 3200 m, 3. VII. 1928.

III. *Agrobombus* Vogt.

laesus Mor.: Alai, 1950 m, 21. VI. 1928.

IV. *Lapidariobombus* Vogt.

separandus typicus Vogt: Pamire, 3700—4800 m, 28. bis 31. VII. 1928.

separandus typicus albopostzonatus (S. 87): Pamire, 3700—3900 m, 28. bis 30. VII. 1928.

separandus flavostriatus Vogt: Alai-Tal und Pamire, 3200—4000 m, 2. VII. bis 31. VII. 1928.

separandus flavostriatus postzonatus (S. 87): Pamire, 3700—4300 m, 27. VII. bis 31. VII. 1928.

separandus intermedius (S. 87): Pamire, 4100 m, 11. VII. 1928.

separandus primitivus Vogt: Pamire, 3900—4280 m, 4. VII. bis 30.VII. 1928.

separandus subfuscofasciatus (S. 88): Pamire, 4000—4280 m, 4. VII. bis 24. VII. 1928.

V. *Sibiricobombus* Vogt.

morawitzi Rad.: Murgab-Becken und westliche Täler, 3600—3900 m, 16. bis 28. VII. und 3030—4000 m, 17. VIII. bis 1. IX. 1928.

regeli typicus Mor.: Alai-Tal und Alai, 3100—3200 m, 26.VI. bis 1.IX.1928.

regeli rufocaudatus (S. 96): Pamire und westliche Täler, 3580—4300 m, 9. VII. bis 24. VIII. 1828.

regeli rufocaudatus pamirensis Friese: westliche Täler, 3500 m, 17. bis 24. VIII. 1928.

regeli rufocaudatus eriophoroides (S. 97): westliche Täler, 3500—4000 m, 17. VIII. bis 1. IX. 1928 (nur bei ♀♀ und ♂♂ angetroffen).

regeli rufocaudatus rufozonatus (S. 97): Kara-kul-Pamir, 4050 m, 9. VII. bis 11. VII. 1928.

VI. *Mendacibombus* Vogt.

mendax marussinus Skor.: Pamire und westliche Täler, 3500—4350 m, 31. VII. bis 31. VIII. 1928.

mendax marussinus aberrans Skor.: Pamire und westliche Täler, 3500 bis 4350 m, 15. VIII. bis 31. VIII. 1928.

mendax marussinus zonatus (S. 101): daselbst.

mendax macarjini Skor.: Pamire, 4300 m, 31. VII. bis 24. VIII. 1928.

VII. *Pratobombus* Vogt.

leucopygus Mor.: Alai, 1950 m, 21. VI. 1928.

leucopygus flavonotus Skor.: westliche Täler, 3700 m, 15. bis 16. VIII. 1928.

biroi flavostriatus nigrozonatus Vogt: Alai-Tal, 3200 m, 2. VII. 1928.

biroi flavobistriatus Vogt: Alai-Tal, 3200 m, 2. VII. 1928,; westliche Täler, 4500 m, 31. VIII. 1928.

biroi flavobistriatus dyspostzonatus Vogt: westliche Täler, 4500 m, 31. VIII. 1928.

biroi flavofasciatus Vogt: Alai-Tal, 3200 m, 2. VII. 1928.

biroi subfuscofasciatus (S. 102): westliche Täler, 3900 m, 1. IX. 1928.

VIII. *Cullumanobombus* Vogt.
silantjewi Mor.: Alai, 2000 m, 21. bis 23. VI. 1928.
silantjewi intermedius (S. 106): Alai, 2000 m, 21. bis 23. VI. 1928.
silantjewi nigrotaeniatus O. Vogt: Alai, 2000 m, 21. bis 23. VI. 1928.

IX. *Terrestribombus* Vogt.
lucorum alaiensis (S. 107): Alai, 1950—3200 m, 21. bis 26. VI. 1928; Jaman-tal (Pamire), 3700 m, 28. VII. 1928.

X. *Obertobombus* (S. 107).
oberti Mor.: Kara-kul (Pamire), 3900 m, 12. VII. 1928.
oberti griseofasciatus (S. 109): Pamire und Übergangszone, 3900—4300 m, 6. VII. bis 31. VIII. 1928.

II. Psithyrus.

branickii Rad.: westliche Täler, 3600 m, 26. VIII. 1928.
rupestris eriophoroides (S. 110): westliche Täler, 4500 m, 31. VIII. 1928 (nur bei ♂♂).

2. Beobachtungen über die Ökologie von Bombus im Pamir-Gebiet.

Zum Verständnis der Ökologie der *Bombus*-Arten der Pamir-Gebiete müssen wir die klimatischen Verhältnisse dieses Hochlandes noch genauer schildern. Vor allem müssen wir auf Insolation, Bodentemperatur und Luftbewegung Rücksicht nehmen, da diese Faktoren von größter Bedeutung für die Ökologie der Hummeln sind.

Infolge der hohen Lage der Pamire und der damit verbundenen geringen Dichte der Luft, vor allem aber auch infolge des Mangels einer einheitlichen Pflanzendecke, ist die Wirkung der an sich sehr hohen Insolation außerordentlich stark. Bei einer maximalen Insolation von 1,67 g-Kal cm^2/Min am Kara-kul (3960) m erwärmt sich der Erdboden außerordentlich stark. R. Zimmermann[1] gibt folgende Maxima der Bodentemperatur an: Juli 55,2° C, August 55,5° C, September 54,0° C. Die starke Abkühlung des Nachts zeitigt dagegen Bodentemperaturen, die weit unter dem Gefrierpunkt liegen (maximale Werte: Juli — 7,7° C, August — 8,6° C, September — 16,5° C). Das ergibt eine maximale Schwankungsamplitude von 62,9° C—70,5° C. Da das Jahresmittel von Post-Pamirsky — 1° C beträgt, in anderen höher gelegenen Pamiren jedoch noch tiefer liegen dürfte, können wir in einiger Tiefe mit ständig gefrorenem Boden rechnen. v. Schultz gibt an, daß im Zentralpamir der Boden in 80—100 cm Tiefe ständig gefroren ist. Stellenweise tritt dieses Eis zutage, so z. B. am Südostufer des Kara-kul und am Südufer des Rang-kul. Hier handelt es sich um fossiles Eis, das nur von einer dünnen Schicht von Seetonen bedeckt ist. Am Rang-kul befinden sich im östlich des Sees gelegenen Sumpfgebiet sehr kalte Quellen, die sicherlich mit den Bodeneislagern in Zusammenhang stehen. Olufsen fand dagegen am Jaschil-kul (3850 m), d. h. innerhalb der Übergangszone zu

[1] Nach einer brieflichen Mitteilung.

den westlichen Tälern, in den Monaten Juli und August in 130 cm Tiefe relativ hohe Temperaturen, nämlich 7—8° C.

Aus diesen Angaben geht hervor, daß die Bodentemperatur großen Schwankungen unterliegt, die sowohl die minimale wie auch die maximale Vitalitätsgrenze überschreiten. Diesen Schwankungen müssen die Hummeln nach Möglichkeit aus dem Wege gehen, um das Leben ihrer Brut nicht zu gefährden. Eine kalte Sommernacht kann bei ungünstiger Lage des Nestes die ganze Nachkommenschaft vernichten. Weniger groß ist die Gefahr, wenn die Nester unter einer festgefügten Rasendecke gebaut werden. Noch günstiger gestalten sich die Verhältnisse, wenn gleichzeitig ein großer Feuchtigkeitsgehalt des Erdbodens die Amplitude des Temperaturganges in engeren Grenzen hält. Diese beiden Vorteile sind namentlich in Sümpfen, Bachwiesen und Quellgründen gegeben. Hier finden wir häufig die Nester von Arvicoliden. Diese bieten den Hummeln, wenn sie von ihrem Erbauer verlassen sind, die günstigste Gelegenheit zum Nestbau. In den Sümpfen am Kara-su und im Alitschur-Pamir wurden drei Nester von *Bombus melanurus griseofasciatus* ausgegraben. Am Turumtai-kul baute *Bombus mendax macarjini* unter einer dichten Rasendecke in unmittelbarer Nähe eines Baches, der zwar Ende August trocken war, im Frühsommer jedoch Wasser führte. *Bombus separandus* baute auf dem Großen Pamir gleichfalls unter der Grasnarbe einer Bachböschung. Im Gebiet des Kara-kul wurden jedoch auch Nester von *B. melanurus griseofasciatus* und *B. separandus* unter großen Felsblöcken am sandigen Südhang eines kleinen Tales angetroffen.

Charakteristisch für die Nester ist die große Menge des Umhüllungsmaterials, die den Rauminhalt des eigentlichen Nestes um mehr als das Vierfache übertrifft.

Die dem Pessimum genäherten Lebensbedingungen finden auch in der Individuenzahl ihren Ausdruck. Auf den Pamiren liegen die Temperaturmittel nur von 2—4 Monaten über 7,5° C. Am Kara-kul sind es die Monate Juli und August mit einem Temperaturmittel von 8,2° und 8,1° C. Die Lebensdauer eines Hummelstaates ist infolge der Kürze der optimalen Jahreszeit außerordentlich gering. Am Kara-kul flog in 4000 m Höhe am 10. Juli der erste Arbeiter. Mit dem 1. September ist die Flugzeit von *Bombus* schon vorbei. Die Folge des kurzen Sommers ist die Kleinheit der Nester. Ende Juli und in den ersten Tagen des August, also zu einer Zeit als bereits die ersten Männchen flogen, wurden drei Nester von *B. melanurus griseofasciatus* untersucht. Es wurden vorgefunden in:

Nest I (Kara-su, 3800 m, 30. VII. 1928) 1 ♀, 7 ♀♀;
Nest II (Ak-balik, 4000 m, 2. VIII. 1928) 2 ♀♀[1], 14 ♀♀, 6 ♂♂;
Nest III (Ak-balik, 4000 m, 2. VIII. 1928) 2 ♀♀[1], 6 ♀♀.

[1] Außer der Königin war bereits ein junges Weibchen vorhanden.

Ein Nest von *B. separandus* enthielt am 12. VIII. 1928 (Pamir-darja, 4300 m) 1 Weibchen und 39 Arbeiter. Am 24. August wurde am Turumtai-kul (4350 m) ein Nest von *B. mendax macarjini* ausgenommen; es enthielt nur noch 9 Arbeiter. Alle Zellen waren mit Honig angefüllt. Das Weibchen wurde nicht angetroffen.

Die geringe Zahl der Arbeiter, besonders in den Nestern von *B. melanurus griseofasciatus* hat sein Analogon in den Nestern arktischer Hummelarten. Auch hier wird die Lebensdauer der Staaten, die in Mitteleuropa etwa 5 Monate dauert, auf weniger als die Hälfte der Zeit eingeschränkt. Es kommt hier sogar so weit, daß Arbeiter gar nicht mehr auftreten. Jacobson berichtet das Fehlen von Arbeitern bei *hyperboreus* und *kirbyellus* aus Novaja Semlja (Friese); Sparre-Schneider findet gleiches im arktischen Skandinavien.

Im Zusammenhang mit der Kürze der Lebensdauer der Staaten dürfte das Fehlen von *Psithyrus* in den Pamiren stehen. Auch aus den arktischen Gebieten ist *Psithyrus* bisher nicht bekannt geworden. *B. kirbyellus* und *hyperboreus* werden z. B. in Grönland nicht von Schmarotzerhummeln besucht. Dagegen kommt *Psithyrus lissonurus* im arktischen Norwegen und in Lappland vor. Sparre-Schneider vermutet, daß er hier bei *B. kirbyellus* schmarotzt. Auch *Ps. quadricolor* und *vestalis* haben in Lappland und im arktischen Norwegen ihre nördlichste Verbreitungsgrenze (Friese). Alle *Psithyri*, die im Pamirgebiet gefangen wurden, stammen aus den westlichen Tälern. Im Gegensatz zu 1350 Hummeln wurden nur 3 Schmarotzerhummeln gefangen. Daraus geht die große Seltenheit der Schmarotzerhummeln ohne weiteres hervor. Es handelt sich um 2 Männchen von *Psithyrus rupestris eriophoroides* (Dusach-dara westliche Täler, 31. VIII. 1928, 4500 m) und 1 Weibchen von *Ps. branickii* (Mus-kulak, westliche Täler, 26. VII., 3600 m).

Von großer Wichtigkeit für den Individuenreichtum ist außer der Länge des Sommers die Länge der möglichen Flugzeit im Verlaufe eines Tages. Bestimmend für die Länge der Flugzeit ist nicht so sehr die Höhe der Temperatur als die Windverhältnisse. Nach Jacobson flogen *B. hyperboreus*, *kirbyellus* und *lapponicus* auf Novaja-Semlja noch bei $4^1/_2$ bis 10^0 C. Bei den gleichen Temperaturgraden beobachtete ich auf den Pamiren *B. melanurus griseofasciatus* und *separandus*. Ein kleiner Schneefall in 4000 m Höhe störte *B. separandus* beim Blütenbesuch nicht im geringsten. Dagegen verzögern die tiefen Bodentemperaturen des Morgens den ersten Ausflug. Vor 9 Uhr wird kaum eine Hummel beobachtet. Von 10—12 Uhr war die günstigste Sammelzeit. Nach 12 Uhr bis zum Anfang des Nachmittagssturmes waren die Tiere, wohl infolge der starken Insolation (die Insolationsmaxima vom Kara-kul [3960 m] betragen nach R. Zimmermann für Juli, August und September 1,68, 1,65 und 1,67 g-Kal cm^2/Min.) außerordentlich scheu. Nur durch sehr

vorsichtiges Anschleichen gelang es, die Weibchen zu fangen. Aufgestört stiegen sie häufig kerzengerade in die Luft, schlugen in 3—5 m Höhe einen Kreis und verschwanden dann in schnellem Fluge höher fliegend. Nur die Weibchen von *B. morawitzi* waren verhältnismäßig träge und leichter zu fangen. Der gegen $14^1/_2$ Uhr auf den Pamiren mit Regelmäßigkeit einsetzende kalte Wind beendigt die Flugzeit. Die Lufttemperatur, die selbst während der Mittagszeit in 4000 m Höhe $1^1/_2$ m über dem Erdboden nur selten auf mehr als 12—13° C steigt, sinkt sehr rasch. Gegen 17 Uhr, wenn der Wind mit 15 und mehr Sekundenmetern bereits zum Sturm angewachsen ist, beträgt die Lufttemperatur nur noch wenige Grade über dem Gefrierpunkt. Dieser wird häufig kurz nach Sonnenuntergang, wenn der Wind nachgelassen hat, erreicht und unterschritten. Die Flugzeit der Hummeln ist somit auf die Zeit von 9—$14^1/_2$ Uhr beschränkt.

In direktem Verhältnis zur Länge der Flugzeit steht die Honig- und Pollenmenge, die im Verlauf eines Tages eingetragen werden kann. Diese ist jedoch noch außerdem abhängig von der Zahl der zur Verfügung stehenden Blütenpflanzen.

Weite Strecken der Pamire sind nur mit Teresken (*Eurotia ceratoides*) bewachsen, einer Pflanze, an der kaum ein Insekt zu finden ist. Nur an günstigeren Stellen (auf Bachwiesen, in den ausgetrockneten Bachbetten, in Quellsümpfen und auf den sandigen Hängen zu seiten der Gletscherbäche) finden wir eine reichere Vegetation.

Die wichtigsten Blütenpflanzen sind in den Pamiren die zahlreichen *Astragalus*-Arten, *Solenanthus nigricans*, *Hedysarum cephalotes* auf den sandigen Berghängen und *Pedicularis cheilanthifolia*, *uliginosa* und *labellata* in den sumpfigen Flußniederungen und Quellgründen. Auf salzreichem Boden spielt auch *Saussurea crassifolia* eine große Rolle. In den westlichen Tälern sind es außer den *Astragalus*-Arten vor allem *Lagochilus Paulsenii*, *Nepetha kokanica*, *N. longibracteata*, und stellenweise *Acantholimon alatavicum*. Es zeigte sich, daß dieWeibchen in den westlichen Tälern mit Vorliebe an den großen Blüten des stacheligen *Lagochilus*, die Arbeiter dagegen an den kleinen Blütenständen der *Nepetha*-Arten flogen. Die Männchen flogen vor allem an den *Astragalus*-Arten und auf *Acantholimon alatavicum*. *Primula sibirica* wird in den Wiesen der Talgründe nicht beflogen, wohl aber in der subnivalen Zone, auf den Wiesen der Pässe und am Fuß der Gletscher. In der subnivalen Stufe spielt auch *Allium* für gewisse Arten eine große Rolle (*melanurus*, *separandus* und *biroi*). Ganz ohne Bedeutung scheinen die in den südlichen Pamiren (Alitschur-Pamir und Großer Pamir) häufigen Disteln (*Cousinia rava*) zu sein. Auf ihm wurde nie eine Hummel beobachtet.

Im folgenden seien einige Angaben über die von den Hummelarten besuchten Blütenpflanzen gemacht. Es zeigt sich hier, daß bei den

aufgezählten Arten immer wieder dieselben Pflanzenarten auftreten, daß also eine Spezialisierung oder Bevorzugung einer gewissen Art kaum vorkommt. Das wird vielleicht verständlich aus der Armut an geeigneten Pflanzen und aus der Kürze der Vegetationsperiode.

Art:	Am häufigsten besuchte Pflanze:	Ort:
elegans	*Hedysarum cephalotes*, *Scutellaria adenostegia*	Alai
melanurus	*Solenanthus* sp., *Allium* sp.	Trans-Alai
griseofasciatus	*Astragalus* sp. sp., *Pedicularis labellata*, *uliginosa* und *cheilanthifolia*, *Solenanthus nigricans*, *Dracocephalum heterophyllum*	Pamire
laesus	*Hedysarum cephalotes*, *Scutellaria adenostegia*	Alai
separandus	*Allium* sp.	Trans-Alai
	Astragalus sp. sp., *Solenanthus nigricans*, *Pedicularis labellata*, *uliginosa* und *cheilanthifolia*, *Dracocephalum heterophyllum*, *Hedysarum cephalotes*, *Saussurea crassifolia*, *Primula sibirica*	Pamire
morawitzi	*Dracocephalum heterophyllum*, *Astragalus* sp. sp.	Murgab-Becken
	Nepetha kokanica und *longibracteata*, *Lagochilus Paulsenii*, *Acantholimon alatavicum*	westliche Täler
regeli	*Hedysarum* sp.	Alai-Tal
	Astragalus sp. sp., *Solenanthus nigricans*, *Dracocephalum heterophyllum*	Pamire
leucopygus	*Hedysarum cephalotes*, *Scutellaria adenostegia*	Alai
	Epilobium sp.	westliche Täler
silantjewi	*Hedysarum cephalotes*, *Scutellaria adenostegia*	Alai
biroi	*Allium* sp.	Trans-Alai
	Astragalus sp. sp., *Nepetha kokanica* und *longibracteata*, *Pleurogyne carinthiaca*	westliche Täler
mendax	*Dracocephalum heterophyllum*, *Astragalus* sp. sp.	Pamire
	Nepetha kokanica	westliche Täler
lucorum	*Hedysarum cephalotes*, *Scutellaria adenostegia*	Alai
	Dracocephalum heterophyllum	Jaman-tal
oberti	*Astragalus* sp. sp., *Dracocephalum heterophyllum*, *Saussurea crassifolia*, *Leucanthemum leucanthemum*	Pamire.

Diese Liste ist naturgemäß sehr unvollständig. Viele Blütenpflanzen dürften nicht aufgeführt worden sein, insbesondere die früh blühenden der westlichen Täler. Die *Astragalus*-Arten konnten leider nicht genauer bestimmt werden. Herrn Professor Diels möchte ich auch an dieser Stelle nochmals für die Bestimmung der Pflanzen meinen besten Dank aussprechen.

Über die Dauer der Flugzeit von *Bombus*, das Auftreten von Arbeitern und Männchen sei folgendes bemerkt. Während des Aufenthalts in Taschkent, Samarkand und Osch vom 25. Mai bis 20. Juni wurde

keine Hummel beobachtet. Auch in den unteren Regionen des nördlichen Alai flog Ende Juni kein *Bombus*. Die ersten Exemplare, einige *silantjewi*-Weibchen, flogen in 2000 m Höhe am Nordabfall des Passes Tschigil-tschik. Bei Gultscha flogen am 21. Juni *B. melanurus*, *lucorum*, *elegans* und *leucopygus* bereits als Arbeiter in 1950—2000 m Höhe. Auf dem Paß Kisil-beles (2500 m), in Oltin-luk (2600 m) und auf den Almen nördlich des Passes Taldik (3200 m) wurden wenige Tage später nur Weibchen gefunden (*lucorum*, *fedtschenkoi*, *melanurus*). Auch im Alai-Tal wurden in der Zeit vom 26. Juni bis zum 2. Juli in 3100—3200 m nur Weibchen gefangen (*melanurus*, *fedtschenkoi*, *biroi*, *separandus*, *regeli*). Am Kara-kul (4000 m) flog am 10. Juli der erste Arbeiter (*separandus*). Dagegen wurden im Ak-baital-Tal (3900—4100 m) und am Schor-kul (3780 m) selbst noch in der Zeit vom 15.—22. Juli nur Weibchen gefangen (*morawitzi*, *griseofasciatus*, *separandus*, *regeli*). Im Murgab-Becken (Jaman-tal) (3700 m) flogen jedoch einige Tage später (27.—29. Juli) bereits Arbeiter von *griseofasciatus*, *separandus*, *morawitzi*, *regeli* und *lucorum*. Das erste Männchen beobachtete ich am 2. August im Alitschur-Pamir (Ak-balik, 4000 m). Es war ein *melanurus griseofasciatus*-Männchen. Wenige Tage später flogen auch am Sasik-kul (4050 m) an *Saussurea crassifolia* die ersten Männchen (*oberti*). Ende August war am Koi-tesek und Jaschil-kul die Flugzeit der alten Weibchen vorbei. Es wurden hin und wieder tote Weibchen von *melanurus griseofasciatus* gefunden. Die Arbeiter waren um diese Zeit schon sehr stark abgeflogen. Nach dem 1. September wurden nur noch einmal auf dem Paß Langar-dawan (4800 m) einige Männchen und Arbeiter gesehen.

Nach diesen Angaben dürfte in den Pamiren die Flugzeit schematisch folgendermaßen zu umgrenzen sein, wobei Besonderheiten verschiedener Hummeln außer Betracht bleiben:

Flugzeit der Weibchen: Ende Juni bis Ende August.
Flugzeit der Arbeiter: Mitte und Ende Juli bis September.
Flugzeit der Männchen: erste Hälfte des August bis September.
Flugzeit der jungen Weibchen: Mitte August.

In den westlichen Tälern dürfte die Flugzeit früher beginnen. Genaue Angaben können darüber jedoch nicht gemacht werden.

Die in der zweiten Hälfte des August (bei *melanurus griseofasciatus* wurden bereits am 2. August bei Ak-balik junge Weibchen im Nest angetroffen) fliegenden jungen Weibchen verkriechen sich nach einem kurzen Ausflug sehr bald, so daß man sie sehr selten antrifft. Sie dürften nicht sehr weit fliegen. Ich vermute, daß sie kaum die nächste Umgebung des Nestes verlassen. Da die Tiere in den Pamiren außerordentlich schnell abfliegen, Anfang Juli aber am Kara-kul noch ganz frische Weibchen angetroffen wurden, scheint es mir sehr wahrscheinlich, daß

die Tiere sich verkriechen, sobald sie begattet sind. Daß im Herbst ein Überfliegen der Pässe erfolgt, erscheint mir ganz ausgeschlossen. Im Frühjahr, zu Beginn der Flugzeit dürfte der kurze und rauhe Sommer gleichfalls größere Exkursionen verbieten und die Tiere veranlassen, möglichst bald mit der Staatengründung zu beginnen.

Damit wäre eine sehr wesentliche Grundlage für eine starke Rassenbildung auf engbegrenztem Gebiet gegeben.

3. Über die Verbreitung von Bombus im Pamir-Gebiet.

Andernorts[1] habe ich bereits versucht, das Pamir-Gebiet in eine Anzahl klimatisch, floristisch und faunistisch charakterisierte Regionen einzuteilen. Ich habe dort drei Hauptgebiete, das Alai-Tal, die westlichen Täler und die Pamire unterschieden. Auf die Unterschiede zwischen den beiden letzten Regionen wurde bereits oben kurz hingewiesen. Die Grenze fällt ungefähr mit der oberen Grenze der Strauchstufe zusammen, also etwa mit der 10,8° C-Isotherme der Sommermonate. Die Pamire wurden wiederum aufgeteilt in die klimatisch rauheren und floristisch ärmeren, abflußlosen nördlichen Pamire (Kara-kul-Pamir und Rang-kul-Pamir) und die relativ milderen, reicheren, nach Westen zu entwässerten südlichen Pamire (Alitschur-Pamir und Großer Pamir). Innerhalb der nördlichen Pamire habe ich das Murgab-Becken als eine besondere Region betrachtet. In diesem Becken liegt Jaman-tal („schlechte Weiden") innerhalb der Strauchstufe. Das Sommermittel liegt hier zwischen 10° und 12° C.

Die auf Grund der klimatischen, floristischen und faunistischen Verhältnisse gezogenen Grenzen werden auch von einer Anzahl Hummelarten, bzw. -rassen respektiert. So ist z. B. *Bombus melanurus* in seinem Vorkommen auf das Alai-Tal und die westlichen Täler beschränkt. Auf den Pamiren fliegt die Vikariante *B. melanurus griseofasciatus*. *Beide Formen fliegen nicht durcheinander*. Im Norden bildet die Trans-Alai-Kette die Grenze, im Westen ist es ungefähr die Strauchgrenze, die sie voneinander scheidet (vgl. Abb. 2). *Bombus biroi* hat dasselbe Fluggebiet wie *B. melanurus*. *B. morawitzi* hat seine Ostgrenze ebenfalls in der Strauchregion dort, wo auch *melanurus* fliegt. Außerdem kommt *morawitzi* im Murgab-Becken vor, fehlt aber auf allen Pamiren, mit Ausnahme des westlichen Teils des Rang-kul-Pamirs, der von dem zum Murgab-Becken zu rechnenden unteren Ak-baital-Tal nur durch eine niedrige Bodenwelle getrennt ist (vgl. Abb. 3). *Bombus mendax marussinus* und *B. mendax macarjini* kommen nur in den beiden südlichen Pamiren vor. Ihr nördlichstes Vorkommen bildet der 4300 m hohe Paß Naisa-tasch in der Alitschur-Kette, welche die nördlichen Pamire

[1] Vgl. Reinig, W. F., Zoologische Aufgaben der Alai-Pamir-Expedition. Forschungen u. Fortschritte 5, Nr. 26, 1929.

von den südlichen scheidet. *B. lucorum*, der die Hauptkette des Alai nicht überschreitet und bereits im Alai-Tal nicht mehr angetroffen wird, wurde dagegen in Jaman-tal (Murgab-Becken) wieder beobachtet. *Bombus laesus, silantjewi* und *elegans* wurden nur im Alai nördlich des Passes Taldik angetroffen. *Bombus fedtschenkoi* kommt sowohl im Alai als auch im Alai-Tal bis in die Gegend von Bordoba (3200 m) vor, fehlt aber in den Fängen aus den Pamiren und aus den westlichen Tälern. *B. leucopygus* wurde nördlich des Passes Taldik gefangen. Er scheint jedoch auf den Pamiren zu fehlen. Bei Maz (im Pamir-darja-Tal) wurde er wieder

● Fundorte von *Bombus melanurus* Lep.
⊙ Fundorte von *Bombus melanurus griscofasciatus* m.

Abb. 2. Verbreitung von *Bombus melanurus* und *melanurus griscofasciatus* im Pamir-Gebiet.

angetroffen. *Bombus separandus* und *regeli* sind dagegen in fast allen Teilen des Pamir-Gebietes verbreitet, wenn auch teilweise in verschiedenen Rassen. Daß *Psithyrus rupestris* und *branickii* nur in den westlichen Tälern erbeutet wurden und in den Pamiren und im Alai-Tal fehlen, wurde bereits oben gesagt.

Über die vertikale Verbreitungsgrenze der Hummeln im Pamir-Hochlande liegen zwar bereits einige Angaben vor, aber wir können sie hier unbeachtet lassen, da uns eine Etikette (z. B. von *B. morawitzi*) mit der Angabe „Pamir, Fergana, 3750 m, 10. VI., 1909" nichts nutzen kann. Ein Beispiel wird das erläutern. In dem nach Süden geöffneten Ak-baital-Tal geht *B. morawitzi* etwa bis zur Poststation Ak-baital (4000 m) talaufwärts. In dem nach Norden geöffneten Kara-su-Tal fehlt er bereits

beim Rabat Kara-su (3800 m). Er scheint nicht über Jaman-tal (3700 m) hinauszugehen. In den westlichen Tälern wurden folgende höchste Fundorte festgestellt:

Pamir-darja-Tal (Sor-Maz)	3500 m
Tokus-bulak-Tal (Utsch-kol).	3800 m
Bulun-kul	3900 m
Jaschil-kul	3900 m.

Auch die hier mitgeteilten Zahlen sind nicht sehr genau. Der Fehler beträgt ± 50 m, stellenweise sogar mehr.

• Fundorte von *Bombus morawitzi* Rad.

Abb. 3. Verbreitung von *Bombus morawitzi* im Pamir-Gebiet.

Wir können in bezug auf die vertikale Verbreitung die Hummeln in zwei Gruppen einteilen, in solche, die fast ausschließlich in den Tälern und auf den weiten Hochsteppen der Pamire angetroffen werden, und solche, die an den Hängen und in den Seitentälern hoch hinauf gehen. Diese letzteren finden sich noch auf den teilweise mehr als 4500 m hohen Pässen und dringen bis zur subnivalen Region vor. Zur ersteren Gruppe gehören *B. melanurus, melanurus griseofasciatus, regeli* und *morawitzi*; zur letzteren *separandus, mendax marussinus, mendax macarjini* und *biroi*.

B. melanurus geht im Alai-Tal am Nordabhang des Trans-Alai bei Bordoba bis etwa 3200 m. Im westlichen Pamir lag das höchste Vorkommen am Jaschil-kul bei 3900 m. Im Pamir-darja-Tal geht er bis Maz (3700 m, im Tale des Baches Maz). *B. melanurus griseofasciatus*

kommt zwischen 3850 und 4100 m im Pamir-Gebiet vor. Nur im Murgab-Becken geht er bis auf 3600 m hinunter. Ein Weibchen wurde anderseits noch kurz unterhalb des Passes Kum-di in 4500 m Höhe angetroffen. *Bombus regeli* geht im Karakul-Pamir bis etwa 4100 m, bis 4300 m am Paß Naisa-tasch, fehlt aber im allgemeinen auf Pässen. *B. morawitzi* kommt im Murgab-Becken zwischen 3600 und 4000 m vor, im Westpamir liegt die Höhengrenze zwischen 3500 und 3900 m (vgl. oben). Die typische Hummel der Pässe und der subnivalen Region ist *B. separandus.* Am Kara-kul kommt sie bis an den Gletscherabbruch vor (4800 m), auf dem 4560 m hohen Paß Ak-baital ist diese Art die einzige hier fliegende Hummel, desgleichen auf dem 4250 m hohen Paß Djol-Boeruljuk und auf dem 4300 m hohen Paß Ui-bulak-bel. Im Pamir-darja-Tal geht sie über 4350 m hinaus. In den der Pamir-Kette im Süden vorgelagerten Moränen wurde sie noch einige Meter höher hinauf beobachtet. Auch im Gebiet der westlichen Täler geht sie sehr hoch hinauf. Auf dem Paß Langar-dawan flogen noch in 4800 m Höhe einige winzige Arbeiter. Auch *B. mendax marussinus, mendax macarjini* und *biroi* gehen in den westlichen Tälern ziemlich hoch hinauf. Das höchste Vorkommen von *mendax macarjini* war am Turumtai-kul in 4350 m (Nest) und knapp unterhalb des Passes Dusach-dara in 4500 m. Auch auf dem Paß Naisa-tasch (4300 m) kommen noch *B. mendax marussinus* und *mendax macarjini* vor. Daneben fliegt *B. mendax marussinus* auch in 3580 m Höhe bei Maz im Pamir-darja-Tal. *B. mendax macarjini* wurde dagegen in tieferen Lagen nicht mehr angetroffen. *Bombus biroi* kommt gleichfalls in einer sehr breiten Zone vor. Im Alai-Tal fing ich diese Art in 3000 m Höhe, am Paß Dusach-dara in 4500 m Höhe. Dagegen überschreitet sie im Osten anscheinend nicht den 4300 m hohen Paß Naisa-tasch.

Diese Zahlen können jedoch nur einen ungefähren Einblick in die vertikalen Verbreitungsgrenzen geben. Fehlen einer Futterpflanze, andere klimatische Bedingungen usw. werden die Höhengrenze verändern, eventuell sogar jährliche Schwankungen zur Folge haben.

4. Beschreibung der gesammelten Formen.

I. Bombus.

I. Pomobombus Vogt.

1. Bombus elegans Seidl.

Diese Art wurde nur im Alai angetroffen.

Fundorte: Paß Tschi-gil-tschik (Alai), 21. VI., 2000 m, 1 ♀;
Gultscha (Alai), 23. VI., 1950 m, 20 ♀♀.

II. Subterraneobombus Vogt.

1. Bombus melanurus Lep.

♀ typisch gestaltet und gefärbt; ♂ Abdominalsegmente 3—5 schwarz (*typicus*) oder mit zahlreichen weißen Haaren (ab. *ciliatus* m.).

Fundorte: Kisil-Kurghan (Alai), 23. VI., 1700 m, 1 ♀;
Gultscha (Alai), 21. VI., 1950 m, 3 ♀♀, 13 ♀♀;
Oltin-luk (Alai), 25. VI., 2750 m, 1 ♀;
Kisil-su (Alai-Tal), 28. VI., 1. VII., 3145 m, 4 ♀♀;
Moränen nördlich des Pik Lenin (Alai-Tal), 28. VI., 3200 m, 2 ♀♀;
Moränen nördlich des Kurumdi (Alai-Tal), 2. VII., 3200 m, 1 ♀;
Bordoba (Alai-Tal), 3. VII., 3200 m, 6 ♀♀;
Maz (westliche Täler), 15. VIII., 24. VIII., 3580 m, 1 ♀, 13 ♀♀, 1 ♂;
Tal des Baches Maz (westliche Täler), 15. VIII., 16. VIII., 3700 m, 3 ♀♀, 2 ♂♂;
Str. Maz-Langar (westliche Täler), 17. VIII., 19. VIII., 3600—3400 m, 1 ♀, 18 ♀♀, 34 ♂♂;
Jaschil-kul (westliche Täler), 1. IX., 3900 m, 1 ♂.

2. Bombus melanurus griseofasciatus nov. ssp.

♀ in der Skulptur *B. melanurus* sehr ähnlich, Abdominalende nur wenig abweichend gebaut (vgl. Abb. 4). Mesothorax mit schwarzer Binde; Pro- und Metathorax grau gebändert. Desgleichen das 1. und 2. Abdominalsegment grau. Helle Binden häufig schwach bräunlich. Arbeiter und Männchen mit gelbgrünen Binden. Genitalien der Männchen jenen von *B. melanurus* und *B. melanurus tschitscherini* sehr ähnlich (vgl. Abb. 5). Männchen struppiger behaart, Haare länger, schwarze Abdominalsegmente nie mit eingemischten weißen Haaren wie bei *Bombus melanurus*. Mesothorakalbinde der Männchen nicht scharf begrenzt, von zahlreichen gelben Haaren durchsetzt, im Gegensatz zu den Männchen von *tschitscherini*, die eine wohl entwickelte Mesothorakalbinde besitzen.

Vikariante von *B. melanurus*.

Fundorte: Kara-kul (Pamire), 5. VII., 8. VII., 3960 m, 4 ♀♀;
Mus-kol-Tal (Pamire), 14. VII., 4100 m, 3 ♀♀;
Ak-baital-Tal (Pamire), 16. VII., 4000 m, 9 ♀♀;
Schor-kul (Pamire), 17. VII., 3750 m, 10 ♀♀;
Jaman-tal (Pamire), 27. VII., 28. VII., 3700 m, 2 ♀♀, 3 ♀♀;
10 km südlich Kara-su (Pamire), 29. VII., 3900 m, 1 ♀;
Paß Kum-di (Pamire), 6. VIII., 4500 m, 1 ♀;
Kara-su (Pamire), 29. und 30. VII., 3800 m, 1 ♀, 8 ♀♀;
Ak-balik (Pamire), 2. VIII., 4000 m, 4 ♀♀, 25 ♀♀, 6 ♂♂;
Paß Naisa-tasch (Pamire), 30. VII., 4300 m, 1 ♀;
Tam-di-Tal (Pamire), 6. VIII., 4150 m, 1 ♀;
Bulun-kul (Pamire), 27. VIII., 3900 m, 10 ♂♂;
Jaschil-kul-summē (Pamire), 29. VIII., 3850 m, 1 ♀ (nicht in der Sammlung).

3. Bombus fedtschenkoi Mor.

Da die Beschreibung von *B. fedtschenkoi* (A. Fedtschenko, Reise in Turkestan, Hym., II. Mellifera, Moskau 1875, S. 5) schwer zugänglich ist und nicht wieder abgedruckt wurde, sei sie hier wiedergegeben:

„Clypeo latitudine distincte longiore; genis valde elongatis diametro transverso oculorum longioribus; niger, atropilosus, fronte, thorace toto, abdominis segmentis tribus anticis femoribusque posticis fulvescenti-hirsutis.

♀, Alis infumatis violaceis subnitentibus.

Long. 24 mm.

Similis *B. altaico* Ev.[1], sed hirsutie pectoris, femorum abdominisque segmenti tertii omnius diversus. Prope Samarkand semel lectus.

[1] = *melanurus* Lep.

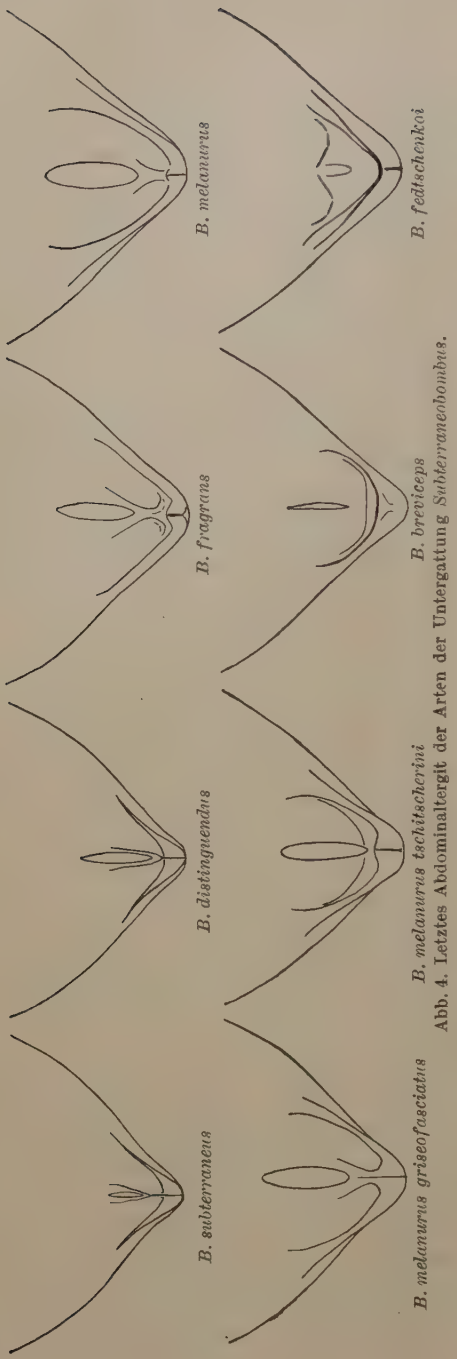


Abb. 4. Letztes Abdominaltergit der Arten der Untergattung *Subterraneobombus*.

Dieser Beschreibung habe ich folgendes hinzuzufügen: Kleiner als *Bombus melanurus*, Gestalt rundlich, Clypeus viel dichter und gröber punktiert als bei *melanurus*; letztes Abdominaltergit mit deutlichem dreieckigen, caudal steil abfallendem, oral verstreichendem Wulst (vgl. Abb. 4)[1]. Mesothorax bei allen untersuchten Exemplaren mit einzelnen schwarzen Haaren in der Mitte, so daß in einigen Fällen eine schwach *laesoide* Färbung des Thorax zustande kommt.

♂ nach Skorikov = *B. fertoni* O. Vogt. Genitalien vgl. Abbild. 5 und weiter unten. (Vgl. auch die Beschreibung der Genitalien von *fertoni* durch O. Vogt.)

Fundorte: Taldik (Alai), 26. VI., 3200 m, 2 ♀♀;
Bordoba (Alai-Tal), 3. VII., 3200 m, 2 ♀♀.

4. Bombus fedtschenkoi zonatoides nov. ab.

Das dritte Abdominalsegment hat zahlreiche gelbe, diffus verteilte Haare.

Fundort: Bordoba (Alai-Tal), 3. VII., 3200 m, 1 ♀.

5. Bombus fedtschenkoi ciliogerens Skor. in litt.

Die Caudalränder des 3. bis 5. Segments mit bräunlichen Haaren.

Fundort: Kamtschirak (Buchara), 22. VI., 1911 m, 2 ♀♀ (Coll. O. Vogt).

O. Vogt hat *subterraneus, distinguendus, fragrans* und *melanurus* zur Untergattung *Subterraneobombus* vereinigt. Dieses geschah insbesondere auf Grund von Wangenlänge, Beschaffenheit des Clypeus und Form der Mittelgrube

[1] Dieses Merkmal wurde nach briefl. Mitteilung schon 1925/26 von E. Krüger gefunden.

der Oberlippe. Krüger führt außerdem eine kleine kielförmige Erhebung auf dem letzten Abdominaltergit als Merkmal der Untergattung an. Außerdem finde ich auf dem letzten Tergit bei allen untersuchten Formen eine mehr oder weniger stark entwickelte Grube etwas weiter oralwärts, die bei *subterraneus* ganz schwach, bei *melanurus* und seinen Varietäten am stärksten entwickelt ist (Abb. 4).

Als erster hat bereits Morawitz auf Grund der Ähnlichkeit der Genitalanhänge der Männchen die Zusammengehörigkeit dieser Formen erkannt. Vergleichen wir bei den auf Abb. 5 abgebildeten Formen die Sagitten miteinander, so finden wir zwei verschiedene Haupttypen, solche mit zweispitzigem (*fragrans, subterraneus, fedtschenkoi*) bzw. dreispitzigem (*distinguendus*) und solche mit einspitzigem Endstück (*melanurus* und seine Varietäten[1]). Bei der letzteren Gruppe ist das verbreiterte Endstück etwas stärker schaufelförmig. Abgesehen von *B. fedtschenkoi* haben *subterraneus, distinguendus* und *fragrans* viel gemeinsames in den Kopfmassen. E. Krüger fand bei *melanurus* einen sehr viel längeren Kopf als bei den anderen Arten. Demzufolge sind auch viele andere Größen des Kopfes sehr verschieden bei beiden Gruppen. Die Zahl der disparaten Merkmale zwischen *melanurus* und *subterraneus* ist 13, jene zwischen *melanurus* und *distinguendus* gleichfalls 13 und diejenige zwischen *melanurus* und *fragrans* 12. Dagegen ist die Zahl der disparaten Merkmale zwischen *subterraneus* und *distinguendus* nach Krüger 0, zwischen *subterraneus* und *fragrans* 6 und zwischen *distinguendus* und *fragrans* 5. *Fragrans* nimmt infolge seines kurzen Kopfes (Sehnenindex 92,0, bei *subterraneus* 89,0, bei *distinguendus* 88,5, bei *melanurus* 81,5) eine Sonderstellung ein, gehört jedoch nach der Ausbildung der Spatha zur ersteren Gruppe. In der Beschaffenheit des letzten Abdominalsegmentes nimmt *fragrans* eine Mittelstellung zwischen *distinguendus-subterraneus* und *melanurus* ein (Abb. 4).

Bombus fedtschenkoi, obwohl in der Bildung der Sagitten zur ersten Gruppe gehörend, weicht in der Form der Squama und in der Ausbildung des letzten Abdominalsegments von allen anderen Formen des Subgenus *Subterraneobombus* ab. Der Sqama fehlt die distal aufgebogene Spitze. Außerdem ist die Lacinia an ihrer Außenseite in eine lange Spitze ausgezogen (Abb. 5). Am auffälligsten ist der Unterschied in der Beschaffenheit des letzten Abdominalsegments. Wie bereits oben dargestellt wurde, befindet sich auf dem letzten Abdominalsegment ein dreieckiger Wulst, der caudal steil abfällt und oralwärts verstreicht (Abb. 4).

Somit lassen sich folgende Verwandtschaftsgruppen aufstellen:

I. *subterraneus, distinguendus, fragrans;*
II. *melanurus, tschitscherini, griseofasciatus.*
III. *fedtschenkoi.*

III. Agrobombus Vogt.

1. *Bombus laesus* Mor. wurde im Alai bei Gultscha erbeutet (23.VI., 1950 m, 3 ♀♀).

IV. Lapidariobombus Vogt.

Alle Exemplare dieser Untergattung gehören *separandus* an. Sie lassen sich auf zwei Gruppen verteilen:

---

[1] Die in Abb. 5 als *melanurus* var. abgebildeten Genitalien unterscheiden sich in der Lacinia von den anderen *melanurus*-Formen. Es handelt sich um ein *tschitscherini*-ähnliches Männchen aus dem Kl. Alai, unterscheidet sich aber wesentlich durch die Kleinheit. Von Friese als *breviceps* Sm. determiniert, wahrscheinlich jedoch eine neue Varietät von *melanurus*.

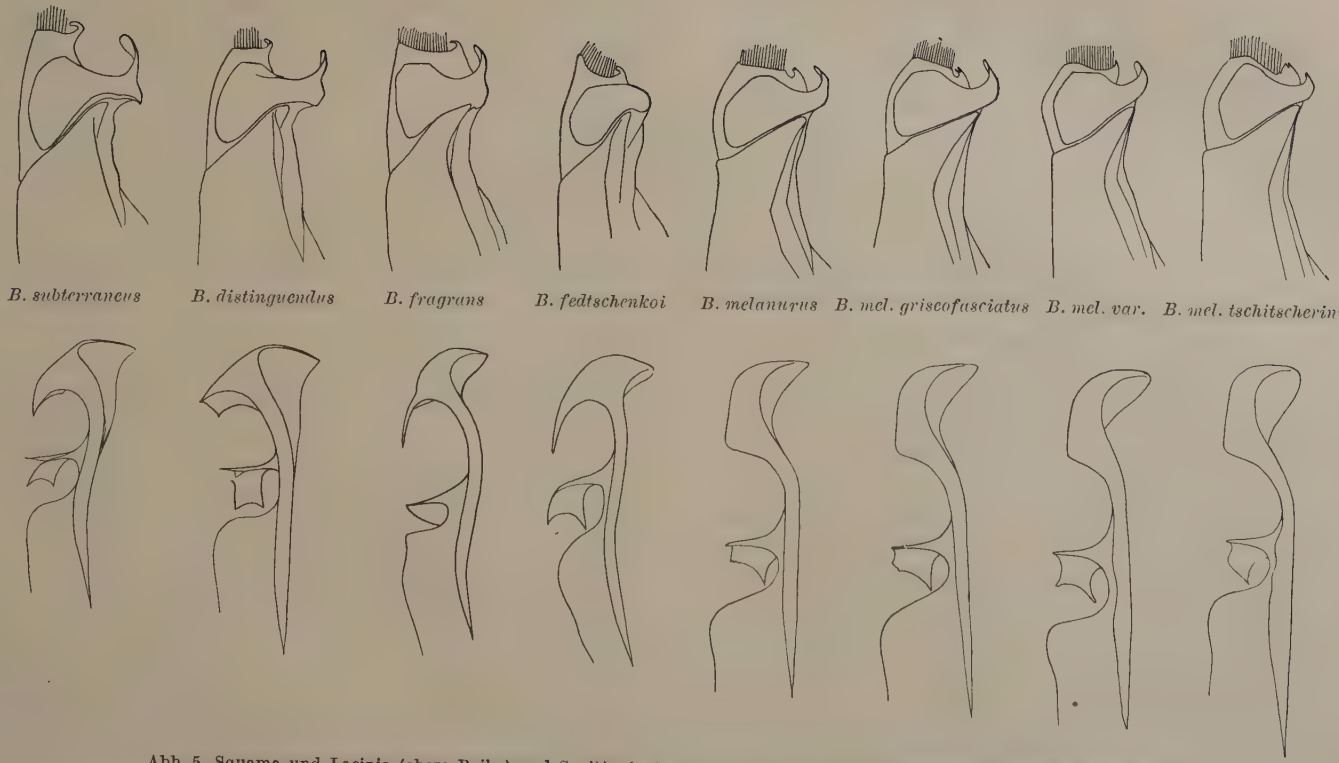


Abb. 5. Squama und Lacinia (obere Reihe) und Sagitta (untere Reihe) der Arten der Untergattung *Subterraneobombus*.

1. griseofasciäre Formen.

Mesothorakalbinde breit, $^1/_3$ bis $^1/_2$ des Thorax einnehmend. Pro- und Metathorakalbinde grau-weißlich.

1. Bombus separandus typicus O. Vogt.

Wie im Boro-Chorogebirge so ist *typicus* auch im Pamir ziemlich selten. Von 51 ♀♀ können nur 3 als zu *typicus* gehörend betrachtet werden. Thoraxunterseite stets ganz weiß.

Fundorte: Jaman-tal (Pamire), 28. VII., 3700 m, 1 ♀;
Paß Naisa-tasch (Pamire), 31. VII., 4300 m, 1 ♀;
Kara-su (Pamire), 29. VII., 3800 m, 1 ♀.

2. Bombus separandus typicus albopostzonatus nov. var.

Wie *typicus* gefärbt, aber mit mehr oder minder deutlichem weißen Saum am caudalen Rand des 3. Abdominalsegmentes. Auch die caudalen Ecken des 4. und 5. Abdominalsegmentes zuweilen mit weißen Haaren oder die roten Haare hier mit weißlichen Spitzen. Corbiculahaare mehr oder weniger rot.

Fundorte: Jaman-tal (Pamire), 28. VII., 3700 m, 2 ♀♀;
10 km südlich Kara-su (Pamire), 30. VII., 3900 m, 2 ♀♀.

3. Bombus separandus flavostriatus O. Vogt.

Thorakalbinden weißlich-grau; 1. und 2. Abdominalbinde hell gelblich-grün; 3. Abdominalsegment schwarz, nur lateral eingestreute weiße Haare, ohne Cilienbildung; Corbiculahaare variierend von rot bis schwarz mit rötlichen Spitzen. Thoraxunterseite dunkel.

Fundorte: Kara-su (Pamire), 29. VII., 3800 m, 3 ♀♀;
Paß Naisa-tasch (Pamire), 31. VII., 4300 m, 1 ♀;
Tal östlich des Kara-kul (Pamire), 8. VII., 4000 m, 1 ♀;
Moränen vor dem Kurumdi (Alai-Tal), 2. VII., 3200 m, 6 ♀♀.

4. Bombus separandus flavostriatus postzonatus nov. var.

Wie *flavostriatus*, aber Abdominalbinden wie bei *typicus albociliatus*.

Fundorte: Jaman-tal (Pamire), 27. VII., 3700 m, 1 ♀;
10 km südlich von Kara-su (Pamire), 30. VII., 3900 m, 3 ♀♀;
Kara-su (Pamire), 29. VII., 3700 m, 3 ♀♀;
Paß Naisa-tasch (Pamire), 31. VII., 4300 m, 3 ♀♀.

2. flavofasciäre Formen.

Mesothorakalbinde nicht mehr als ein Drittel des Thorax einnehmend, Pro- und Metathorakalbinde gelblich bis bräunlich gelb.

5. Bombus separandus intermedius nov. var.

Alle hellen Binden sind weißlich gelb. Thorax und die ersten beiden Abdominalsegmente dunkler gelb als bei *flavostriatus*, aber weißlicher als bei *primitivus*. Corbiculahaare schwarz oder nur einzelne Haare oder die Spitzen einiger weniger Haare rötlich. 3. Abdominalsegment schwarz oder nur mit sehr vereinzelten hell-gelben Haaren.

Fundort: Tal östlich des Kara-kul (Pamire), 11. VII., 4100 m, 8 ♀♀.

6. Bombus separandus primitivus O. Vogt.

Binden gelb, 3. Abdominalsegment schwarz, nur lateral einige gelbe Haare, oder es finden sich (in einem Falle) längs des ganzen caudalen Randes eingestreut

gelbe Haare, ohne daß es zur Bildung eines zusammenhängenden Saumes kommt. Corbiculahaare schwarz oder nur mit rötlichen Spitzen. Ein Exemplar (Paß Ak-baital) mit gelblichroten Corbiculahaaren (*fulvocorbicularis* nov. ab.).

Fundorte: Tal östlich des Kara-kul (Pamire), 8. und 11. VII., 4100 m, 6 ♀♀;
10 km südlich des Kara-su (Pamire), 30. VII., 3900 m, 1 ♀;
Paß Ak-baital (Pamire), 15. VII., 4500 m, 2 ♀♀;
Ui-bulak-bel (Pamire), 4. VII., 4280 m, 1 ♀.

7. *Bombus separandus subfuscofasciatus* nov. var.

Gelbe Binden mit bräunlichem Ton, sonst wie *primitivus*.

Fundorte: Paß Djol-Boeruljuk (Pamire), 4220 m, 24. VII., 1 ♀;
Tal östlich des Kara-kul (Pamire), 8. u. 11. VII., 4000 m, 2 ♀♀;
Ui-bulak-bel (Pamire), 4. VII., 4280 m, 1 ♀.

In Abb. 7 sind die bisher bekannten Formen von *separandus* und die ihm verwandten Formen *keriensis* und *kozlovi* Skor. zur Darstellung gebracht. Diese Formen, vermehrt um *lapidarius* und *sicheli* nebst Rassen hat O. Vogt wegen gleicher Kopfbildung im weiblichen Geschlecht, gleicher Ausbildung der männlichen Genitalien und auf Grund des Auftretens einer runden kahlen Stelle auf dem Tergit des letzten Abdominalsegments zur Untergattung *Lapidariobombus* zusammengefaßt. Innerhalb dieser Untergattung unterscheidet er drei Gruppen:

1. kurzhaarige Formen mit dunkelroten letzten Abdominalsegmenten: *lapidarius, decipiens, caucasicus, eriophorus* und *incertus*.

2. längerbehaarte Formen mit heller roten letzten Abdominalsegmenten: *separandus, keriensis, kozlovi*.

3. noch länger behaarte Formen, mit noch hellerem Rot an den letzten Abdominalsegmenten: *sicheli, alticola, uniens*.

Krüger wies später nach, daß sich *lapidarius* und *sicheli-alticola* in der Form des letzten Abdominalsegmentes voneinander unterscheiden. Bei *Bombus lapidarius* ist die Abschlußseite dieses Segmentes gerade; bei *sicheli-alticola* ist sie mehr oder minder stark eingekerbt. Außerdem ist die kahle Stelle bei *sicheli-alticola* nicht so scharf gerandet wie bei *lapidarius*. Diesem möchte ich noch hinzufügen, daß sie bei *alticola* schwach, aber deutlich gekielt ist. Um diesen, sich an seinem Ende gabelnden Kiel läuft mondsichelförmig eine seichte caudal verstreichende Furche herum. In allen anderen plastischen Merkmalen (Skulptur des Kopfes, Wangenlänge, Oberlippe, Fühler und Mandibeln) sind beide Formen einander sehr ähnlich.

Es erhebt sich nunmehr die Frage, wie sich die oben angeführten Formen im Bau des letzten Abdominalsegments zueinander verhalten. Krüger konnte infolge Mangels an asiatischem Material diese Frage nicht prüfen. Ich habe das reiche asiatische Material der Vogtschen Sammlung daraufhin untersucht und gelange zu folgender Gruppierung:

Gleiche Skulptur des letzten Abdominalsegments wie *Bombus sicheli*: *alticola, separandus, kozlovi, keriensis, uniens, incertoides* und *alagesianus*.

Gleiche Skulptur des letzten Abdominalsegmentes wie *Bombus lapidarius*: *caucasicus, eriophorus, decipiens* und *incertus*.

Die von Skorikov angeführten Formen *anargumentosus, semenovianus* und *verticiflavus*, desgleichen *ignitus* Smith sind mir unbekannt. Über die Stellung von *B. prshewalskii* vergleiche weiter unten.

Die beiden Gruppen würden sich unter Berücksichtigung der von O. Vogt gegebenen Unterschiede folgendermaßen charakterisieren lassen:

1. ohne Kerbe, kurzhaarig, Abdominalsegmente 4—6 dunkelrot = *lapidarius*-Gruppe.

2. mit Kerbe, länger behaart, Abdominalsegmente 4—6 hell- bis blaßrot = *sicheli*-Gruppe.

Diese beiden Gruppen unterscheiden sich gleichzeitig in ihrer Verbreitung. Die *lapidarius*-Gruppe ist auf Europa, Kleinasien und den Kaukasus beschränkt. Die *sicheli*-Gruppe hat ihre Hauptverbreitung in Asien und kommt nur in der Varietät *alticola* bis in die Pyrenäen vor. Während die *lapidarius*-Gruppe genau mit der von Vogt gebildeten Gruppe I übereinstimmt, haben wir vorläufig die Gruppen 2 und 3 als *sicheli*-Gruppe vereinigt. Im folgenden sei diese Gruppe genauer betrachtet.

Die hierher gehörenden Formen sind lediglich auf Grund von Farbenunterschieden und auf Grund ihres Fundortes aufgestellt worden. *Sicheli* wurde von Radoszkovsky vom Amur und aus Kamtschatka beschrieben, später im größten Teil Sibiriens, in Nordost-Turkestan (Boro-Chorogebirge), in der nördlichen Mongolei, im östlichen Teil des europäischen Rußlands und auf dem Balkan nachgewiesen. Seine Varietät *alticola* kommt bis in die Pyrenäen vor. *Separandus* finden wir in den ostturkestanischen Gebirgen (Boro-Chorogebirge, Siebenstromland, Pamir), *keriensis* in Westturkestan, *uniens* in der Nord-Mongolei (Umgebung von Urga), im Süden des Gouvernements Tomsk und im Osten Tibets (Marco-Polo-Gebirge). Von diesen Formen kommen nur *keriensis* und die *separandus* des Pamir in Gebieten vor, in denen *sicheli* fehlt. Im Boro-Choro-Gebirge fliegen *separandus* und *sicheli*, in der nördlichen Mongolei *sicheli*, *kozlovi* und *uniens* zusammen.

O. Vogt hat die kürzer haarigen *separandus*, *keriensis* und *kozlovi* den länger haarigen *sicheli*, *alticola* und *uniens* gegenübergestellt. Die Haarlänge sollte jedoch bei dieser Gruppe weniger in den Vordergrund gestellt werden, um Verwandtschaftsverhältnisse festzustellen. *Sicheli czerskiae* beschreibt O. Vogt als sehr kurz behaart, und auch *uniens* gehört zu den kurzhaarigen Formen: *uniens* ist genau so kurzhaarig wie *separandus*. Was jedoch *uniens* unter anderem von *separandus* deutlich unterscheidet, ist das Bestehenbleiben eines Saumes schwarzer Haare auf dem 2. Abdominalsegment. Bei keinem Exemplar von *kozlovi*, *separandus* und *keriensis* finden wir diesen schwarzen Saum. Dagegen finden wir ihn bei *sicheli* und allen seinen Varietäten. Bei *sicheli typicus* ist die caudale Hälfte des 2. Segmentes schwarz. Bei *czerskiae* ist ein schmaler Saum schwarz. *Margreiterianus* hat gleichfalls einen schmalen schwarzen Saum. Bei *rehbinderianus* hat das 2. Segment oral einen schmalen, caudal einen breiten schwarzen Saum. *Cazurroi* hat gleichfalls einen schwarzen caudalen Saum, und bei *alticola* können fast alle gelben Haare des ersten und zweiten Segmentes verschwinden (*alticola nigrofacies* O. Vogt).

Im Gegensatz hierzu zeigt sich bei *separandus*, *keriensis* und *kozlovi* die Tendenz, die schwarzen Haare auf dem 3. Abdominalsegment durch helle Haare zu ersetzen. Bei Männchen und Arbeitern kommt es sogar zum fast völligen Fehlen der schwarzen Haare auf dem 3. Abdominalsegment. Weiße oder gelbe Haare treten an ihre Stelle. Desgleichen rechne ich *alagesianus* (Transkaukasien) zur *separandus*-Gruppe. Auch bei dieser Form finden wir auf dem 2. Abdominalsegment keine schwarzen Haare. In der Haarlänge unterscheidet sie sich nicht von *separandus* und das Afterrot ist ebenso kräftig wie bei allen anderen Formen dieser Gruppe.

Damit hätten wir die Untergattung *Lapidariobombus* folgendermaßen zu gliedern:

I. Letztes Abdominalsegment *ohne* Kerbe; kurzhaarig; die letzten Abdominalsegmente dunkelrot behaart:

lapidarius, decipiens, caucasicus, eriophorus, incertus.

II. Letztes Abdominalsegment *mit* Kerbe; langhaariger; die letzten Abdominalsegmente heller rot behaart:

a) 2. Abdominalsegment stets *mit* schwarzen Haaren, zuweilen auch das erste. Zumeist langhaarige Formen mit sehr blaßroten letzten Abdominalsegmenten:

sicheli, uniens.

b) 2. Abdominalsegment stets *ohne* schwarze Haare; das 3., schwarzbehaarte Abdominalsegment zeigt die Tendenz zur Ausbildung einer hellen caudal gelegenen Cilienbinde. Solche Cilien können auch auf den nächstfolgenden roten Segmenten auftreten. Zumeist kurzhaariger als die *sicheli*-Gruppe. Abdominalrot intensiver:

separandus, keriensis, kozlovi, alagesianus.

Leider fehlen mir von einer Anzahl Formen die Männchen, so daß der Bau der Genitalien nicht in dem Maße berückrichtigt werden konnte, wie es wohl wün-

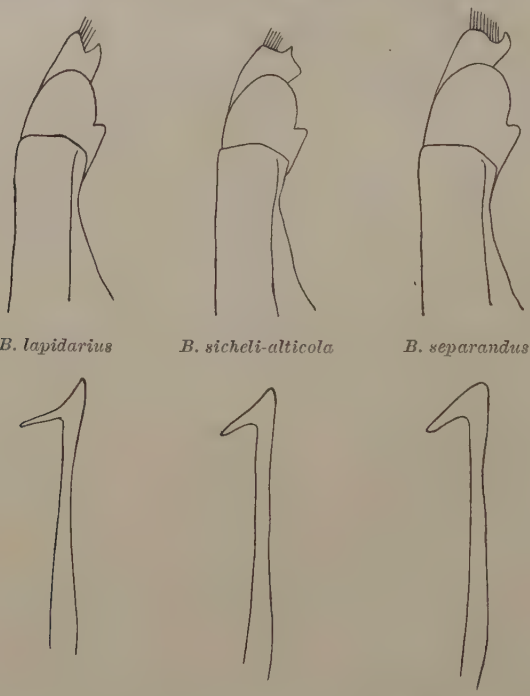


Abb. 6. Squama und Lacinia (obere Reihe) und Sagitta (untere Reihe) dreier *Lapidariobombus*-Arten.

schenswert wäre. Ich habe mich darauf beschränken müssen, die Genitalien der Männchen von *lapidarius, sicheli-alticola* und *separandus* zu untersuchen. In der Form von Sagitta und Lacinia zeigen sich deutliche Unterschiede (vgl. Abb. 6).

Die Sagitta ist bei *lapidarius* am schlankesten, die Spitze am schärfsten. Bei *separandus* ist der Haken plump. *Sicheli-alticola* nimmt eine Mittelstellung ein. Die Unterschiede in der Form der Lacinia sind noch auffallender. Ob jedoch diese Differenzen für die *Untergruppen* der Untergattung *Lapidariobombus* charakteristisch sind, oder ob sie nur für die dargestellten *Arten* charakteristisch sind, kann einstweilen nicht entschieden werden.

Unter anderen sind mir auch die Männchen von *kozlovi* Skor. unbekannt. Skorikov (1912) charakterisiert die Genitalien mit folgenden Worten: „Die Genitalien stehen denen von *B. silantjewi* F. Mor. am nächsten, aber die Laciniae besitzen an ihrem gerade abgeschnittenen freien Ende einen tiefen Ausschnitt, an dessen innerer Ecke ein langer, nach außen gekrümmter Zahn sitzt; die Enden der Sagitten gleichen an Gestalt denjenigen von *B. lapidarius* (L.). Nach der Gestaltung der Genitalien weist *B. kozlovi* gemischte Züge der beiden erwähnten Arten auf." Diese Unterschiede veranlaßten wohl Skorikov später (Skorikov 1922), für diese Art eine eigene Gattung aufzustellen (*Kozlovibombus* Skor.). Hierzu rechnet er noch *B. prshewalskii* Mor. Auch das Männchen der letzteren Art ist mir unbekannt. In Kollektion O. Vogt befindet sich nur ein Weibchen aus Kaschmir. Nach der Beschaffenheit des letzten Abdominaltergites gehört auch diese Art zu Gruppe II. Das Vorhandensein schwarzer Haare auf dem 2. Abdominalsegment, die längere, struppigere Behaarung deuten auf eine nähere Verwandtschaft mit der *sicheli*-Gruppe. Das Rot des 3. und 4. Segmentes ist dagegen sehr intensiv. Die beiden letzten Segmente sind weiß behaart. Diese Färbung des Abdomens steht innerhalb der ganzen Gruppe isoliert da. Von der Lacinia sagt Morawitz (Beitr. z. Bienen-Fauna Mittelasiens, Bull. Acad. imp. Sc. Petersbourg **46** [1880]), sie ist „langgestreckt, die Squama weit überragend, mit fast parallelen Seiten und abgestutzter Spitze, deren hintere Ecke scharf ist, die vordere aber einen kleinen, an der Basis verengten Fortsatz trägt. Sagitta verhältnismäßig schmal, nach abwärts gekrümmt, vor dem Ende außen sehr fein gesägt, mit scharfer Spitze, von welcher ein langer Zahn entspringt, der nach innen und ein wenig nach vorn, ähnlich wie bei *lapidarius*, gerichtet ist."

Aus dem oben Gesagten geht hervor, daß zwar in den Genitalien der Männchen gewisse Differenzen zu der Gruppe II bestehen, die Weibchen aber dennoch hier einzureihen seien. Ob innerhalb dieser Gruppe *kozlovi* und *prshewalskii* eine extra Untergruppe bilden, ist nur an einem größeren Material zu entscheiden. Diese beiden Formen, als besondere „Gattung" oder nach unserer Nomenklatur als Untergattung aufzuführen, erscheint mir bei der charakteristischen Beschaffenheit des letzten Abdominaltergites ziemlich willkürlich.

Bei den Weibchen von *Bombus separandus* und seinen Verwandten (*keriensis* und *kozlovi*) zeigen sich deutlich drei Richtungen der Variabilität. 1. Grauwerden der hellen Binden, 2. Verbreiterung der Mesothorakalbinde beim Grauwerden und 3. Bildung von hellen Säumchen an den caudalen Rändern des 3. bis 5. Abdominalsegmentes (vgl. Abb. 7).

Bei *separandus incertoides* O. Vogt sind alle hellen Binden rein weiß. Bei *separandus typicus* sind sie grau; nur das 2. Abdominalsegment ist schwach gelblich-grün. Bei *separandus flavostriatus* finden wir bereits das 1. und 2. Abdominalsegment mit gelblichem Ton und bei den flavofasciären Tieren (*intermedius*, *primitivus* und *subfuscofasciatus*) sind alle Binden mehr oder weniger gelblich, von einem blassen Weißgelb bis zum dunkleren Braungelb. Auch *kozlovi*, die Vikariante von *separandus* in der Mongolei, ist gelb. Sowohl im Tientschan-Gebiet als auch im Pamir finden wir diese Variationsreihe. Während jedoch bei den ostturkestanischen Tieren nur in geringem Maße die Tendenz zur Bildung heller

Säume an den Abdominalsegmenten auftritt, finden wir weiter westwärts diese Tendenz weit kräftiger ausgeprägt. Bei den Pamir-Tieren finden wir sowohl bei *typicus* als auch bei *flavostriatus* und der *primitivus*-Gruppe eine Tendenz zur Bildung von hellen Säumen. Noch weiter westwärts bei *keriensis*, ist diese Ten-

Abb. 7. Variabilität der *separandus*-Gruppe im Boro-Choro-Gebirge und Siebenstromland (obere Reihe), im Pamirgebiet (mittlere Reihe) und in der Buchara (untere Reihe).

denz noch stärker vorhanden. Bei *keriensis roseofasciatus* (Skor. in litt.) haben die Abdominalsegmente 3—5 kräftige gelbe Binden. Dagegen verharrt die Färbung des 1. und 2. Abdominalsegmentes auf der *flavofasciatus*-Stufe.

Die Arbeiter von *separandus* sind stets gelb gebändert wie die flavofasciären Weibchen. Mit zunehmender Verschmälerung der Mesothorakalbinden verbreitert sich der helle Saum des 3. Abdominalsegments (vgl. Abb. 8). Zu gleicher Zeit treten lateral an den beiden folgenden Segmenten graue Haare auf. Die

schwarzen Haare können teilweise durch rote ersetzt werden (ab. *rufozonatus* m.) oder werden fast ganz durch gelbe verdrängt. Ich bezeichne die Hauptgruppen als *azonatus-* (3. Abdominalsegment schwarz), *postzonatus-* (caudaler Rand des 3. Abdominalsegmentes hell), *dyspostzonatus-* (mit spärlich eingestreuten weißen

separandus postzonatus *separandus primitivus*

kozlovi typicus *kozlovi postzonatus*

separandus primitivus

keriensis roseofasciatus

Haaren) und *zonatus-* (ohne schwarze Binde auf dem 3. Abdominalsegment) Form.

Mit der Aufhellung des 3. Abdominalsegmentes geht die Aufhellung der Beine bei Weibchen, Arbeitern und Männchen parallel (vgl. Abb. 9). Und zwar beginnt die Aufhellung an der Unterseite des Oberschenkels der Hinterbeine und am Trochanter. Dehnt sich hier aus und schreitet über das mittlere Beinpaar zum vorderen vor. Tabelle I gibt diese Verhältnisse bei den Arbeitern von *separandus*

vom Bulun-kul wieder[1]. Die Korrelation beträgt $r = 0{,}596 \pm 0{,}056$. Auch die Aufhellung des Gesichtes läuft diesem Prozeß parallel (vgl. Abb. 8).

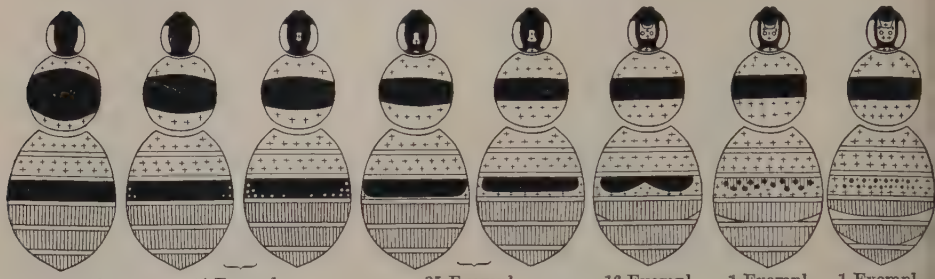


Abb. 8. Variabilität der Arbeiter von *B. separandus* (Population Bulun-kul).

Die Kurve der in Tabelle 1 aufgeführten Summen der Färbungsklassen der Beine besitzt zwei Maxima an entgegengesetzten Polen. Das läßt auf Hetero-

Tabelle 1. Korrelation zwischen Färbung der Femure und Grad der Ausbildung der hellen Caudalbinde des 3. Abdominalsegmentes bei *separandus*-♀♀.

3. Abdominalsegment	Beine				Σ
	Beine schwarz oder nur an den Hinterfemuren einig. weiß. Haare	Hinterfemur stärker weiß, auch an den Mittelfemuren proximal weiße Haare	Hinterfemure fast weiß, Mittel- u. Vorderfemur proximal weiß	Hinterfemure ganz weiß, auch die anderen Femure weiß oder fast weiß	
3. Abdominalsegment ohne gelbe Haare	17				17
3. Abdominalsegment mit gelben Haaren, aber ohne deutlichen gelben Saum	23	21	14	6	64
3. Abdominalsegment mit deutlich ausgebildetem caudalen Saum		1	9	25	35
Der Saum ist stark verbreitert und nimmt fast die ganze caudale Hälfte des Segmentes ein				16	16
Segment gelb oder fast gelb. Nur wenige schwarze oder rote Haare eingestreut				2	2
Σ	40	22	23	49	134

genität innerhalb der Population schließen, auf eine Rasse mit schwarzen Femuren und eine zweite mit weißen Femuren, die sich hier mischen. Ich habe

[1] Ein Arbeiter der hellsten Klasse stammt vom Mardjanai.

deshalb 37 Arbeiter aus Jaman-tal (im Murgab-Becken), 10 Arbeiter aus dem benachbarten Kara-su (10 km flußaufwärts) und 32 ausgefärbte Arbeiter des

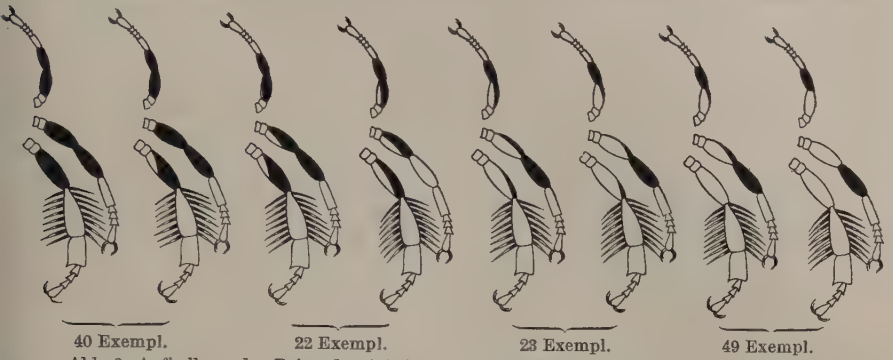


Abb. 9. Aufhellung der Beine der Arbeiter von *B. separandus* (Population Bulun-kul).

separandus-postzonatus-Nestes vom Pamir-darja auf ihre Femur-Färbung hin untersucht. Die Königin hat nur am proximalen Teil der Femur-Unterseite einige weiße Haare. Die Ergebnisse sind in Tabelle 2 wiedergegeben.

Tabelle 2.

Fundorte	Klassen der Femur-Färbung			
	Alle Femure schwarz	Proximaler Teil des 3. Femurs weißl. behaart	Mittlerer und hinterer Femur teilweise greis behaart	Alle Femure mehr od. minder greis behaart
Jaman-tal u. Kara-su .	13	24	9	3
Pamir-darja (Nest). . .	4	13	11	4
Σ	17	37	20	7

Aus der Tabelle geht deutlich hervor, daß in den weiter östlich gelegenen Gebieten im Mittel eine dunklere Beinfärbung vorherrscht. Damit parallel finden wir, daß auch der Grad der Ausbildung der Cilien am caudalen Rand des 3. Abdominalsegmentes in keinem Falle jenen in den westlichen Tälern auch nur annähernd erreicht. Die meisten Arbeiter zählen zur *azonatus*-Form. Im Höchstfalle kommt es zur schwachen Andeutung eines Ciliensaumes (*dyspostzonatus*-Form). Wie bereits oben erwähnt, besitzen die griseofasciären Weibchen dagegen häufig sehr kräftig ausgebildete Säume. Somit haben wir hier einen Fall von deutlicher Progressivität der Weibchen gegenüber den Arbeitern.

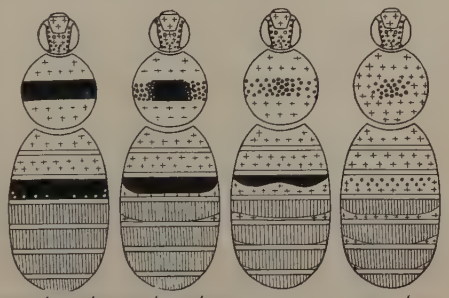


Abb. 10. Variabilität der Männchen von *Bombus separandus* im Pamir-Gebiet.

Bei den Männchen, die stets gelbe Binden besitzen, finde ich nicht die *azonatus*-Form, wohl aber die *dyspostzonatus-*, *postzonatus-* und *zonatus*-Form (vgl. Abb. 10). In demselben Maße

wie das Schwarz des 3. Abdominalsegmentes verschwindet, löst sich auch die Mesothorakalbinde auf. Ist eine Mesothorakalbinde vorhanden, so wollen wir mit Vogt vom *fasciären* Typ sprechen, fehlt sie, so sprechen wir vom *eriophoroiden* Typ. Wir werden auf diese Erscheinung weiter unten noch im Zusammenhang mit anderen Arten zurückkommen.

V. Sibiricobombus Vogt.

Die Untergattung *Sibiricobombus* wurde in zwei Arten im Pamir gefangen, als *Bombus morawitzi* und *Bombus regeli*.

1. *Bombus morawitzi* Rad.

Diese Art hat im Pamir keine besonderen Rassen.

Fundorte: Ak-baital (Pamire), 16. VII., 3900 m, 7 ♀♀;
Schor-kul (Pamire), 17. VII., 3720 m, 44 ♀♀;
Jaman-tal (Pamire), 27., 28. VII., 3700 m, 2 ♀♀, 13 ♀♀;
Str. Maz-Langar (westliche Täler), 17. u. 19. VIII., 3500 m, 27 ♀♀, 18 ♂♂;
Langar (westliche Täler), 18. VIII., 3030 m, 2 ♀♀;
Tokus-bulak (westliche Täler), 24. VIII., 3800 m, 1 ♂;
Jaschil-kul (westliche Täler), 1. IX., 3900 m, 1 ♂.

2. *Bombus regeli* Mor.

a) ♀♀ weißafterig.

1. *Bombus regeli typicus.*

Corbiculahaare schwarz.

Fundorte: Kisil-su (Alai-Tal), 27. VI. und 1. VII., 3100 m, 4 ♀♀;
Taldik (Alai), 26. VI., 3200 m, 1 ♀;
Paß Naisa-tasch (Pamire), 4300 m, 1 ♀[1].

b) ♀♀ *rotafterig*; ♀♀ und ♂♂ *weiß-, rosa- oder rotafterig*:

2. *Bombus regeli rufocaudatus* nov. ssp.

After rot (*ruderarius*-Rot). Corbiculahaare schwarz oder nur die Spitzen bräunlich. Beine und Gesicht sowie Unterseite schwarz; gelbe Binden intensiv gelb, nie bräunlich wie bei *miniatocaudatus* O. Vogt und *typicus*. Mesothorakalbinde nicht verwischt, stets deutlich, fast ein Drittel des Thorax einnehmend.

Fundorte: Südöstlich des Kara-kul (Pamire), 4050 m, 9. VII., 4 ♀♀;
Ak-baital (Pamire), 3900 m, 16. VII., 6 ♀♀;
Jaman-tal (Pamire), 3700 m, 27. VII., 1 ♀ und zahlreiche ♀♀;
Schor-kul (Pamire), 3750 m, 17. VII., 3 ♀♀;
Paß Naisa-tasch (Pamire), 4300 m, 31. VII., 1 ♀;
Sasik-kul (Pamire), 4050 m, 4. VIII., 1 ♀;
Pamir-darja (Pamire), 4300 m, 12. VIII., 2 ♀♀;
Maz (westliche Täler), 3580 m, 15., 17., 18., 24. VIII., 4 ♀♀ und zahlreiche ♀ ♀ und ♂♂;
Str. Maz-Langar (westliche Täler), 3500 m, 17. VIII., 3 ♀♀ und zahlreiche ♀♀ und ♂♂;
desgleichen zahlreiche ♀ ♀ und ♂♂ von Koi-tesek, Bulun-kul, Sor-Mardjanai, Kitschik-Mardjanai und vom Unterlauf des Pamir-darja.

[1] Dieses Exemplar ist stark abgeflogen und nicht mit Sicherheit zu bestimmen. Vermutlich gehört es zu *regeli rufocaudatus* m. Damit wäre *rufocaudatus* die alleinige Pamir-Rasse dieser Art.

3. Bombus regeli rufocaudatus pamirensis Friese.

Die schwarze Mesothorakalbinde ist durch das Eindringen gelber Haare verwischt.

Fundorte: Maz (westliche Täler), 24. VIII., 3580 m, 1 ♀;
Str. Maz-Langar (westliche Täler), 3500 m, 17. und 19. VIII, 4 ♀♀; dazu zahlreiche ♀♀ und ♂♂ aus den oben angeführten Gebieten der westlichen Täler.

4. Bombus regeli rufocaudatus eriophoroides nov. var.

Die schwarze Mesothorakalbinde ist bis auf wenige schwarze Haare in der Mitte des Thorax ganz verschwunden.

Fundorte: Zahlreiche ♀♀ und ♂♂ aus den obengenannten Gebieten der westlichen Täler.

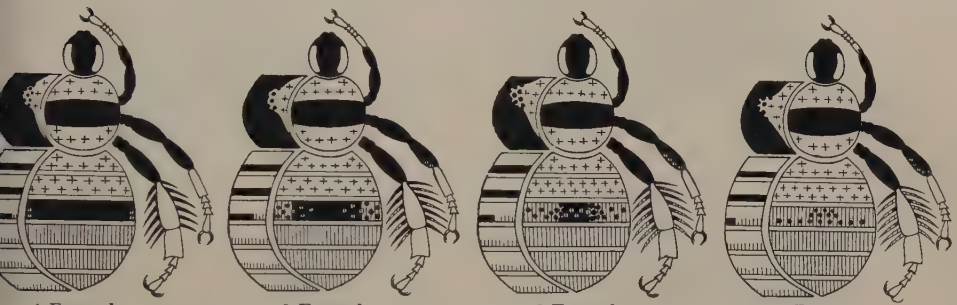


Abb. 11. Variabilität von *Bombus regeli rufocaudatus rufozonatus* m. (Kara-kul-Pamir).

5. Bombus regeli rufocaudatus rufozonatus nov. var. (vgl. Abb. 11).

Die schwarze Mesothorakalbinde ist kräftig entwickelt, 3. Abdominalsegment schwarz mit eingemengten roten Haaren oder fast ganz rot. Corbiculahaare schwarz mit roten Spitzen oder ganz rot.

Fundorte: Tal östlich des Kara-kul (Pamire), 4050 m, 11. VII., 1 ♀;
südöstlich des Kara-kul (Pamire), 4050 m, 9. VII., 14 ♀♀.

Während im Tientschan-Gebiet fast alle Tiere grauweiße Kaudalsegmente haben, und nur wenige Tiere ein bräunliches Abdominalende aufweisen (besonders wenige im Boro-Choro-Gebirge, häufiger bei Narynj), finden wir bei den Arbeitern und Männchen im Pamir alle Übergänge von rein weißem After bis zu dem Rot des *rufocaudatus*. Hierzu gesellt sich als weitere Variationsrichtung das Schwarzwerden der Haare auf den Caudalsegmenten. Vogt beschreibt folgende Formen:

1. albocaudatus (♀), 4. bis 6. Abdominalsegment rein weiß behaart.

2. typicus (♀), 4. und 5., sowie die Seiten des 6. Segmentes grauweiß.

3. ataeniatus m. (♀), das 4. Segment teilweise oder ganz durch schwarze Haare ersetzt, vermittelt den Übergang zu 4.

4. fuscocaudatus (♀), auch das 5. und 6. Segment teilweise durch schwarze Haare ersetzt.

Diese Variationsreihe finden bei Arbeitern und Männchen des rotafterigen *regeli* des Pamirs wieder (Abb. 12). Bei den dunkelsten Tieren ist nur noch lateral am 6. Segment ein Büschel roter Haare übrig geblieben. Diese Form bezeichne ich als *nigrocaudatus*. In derselben Abbildung ist die entsprechende Reihe für die weißafterigen *regeli* des Tientschan-Gebietes dargestellt.

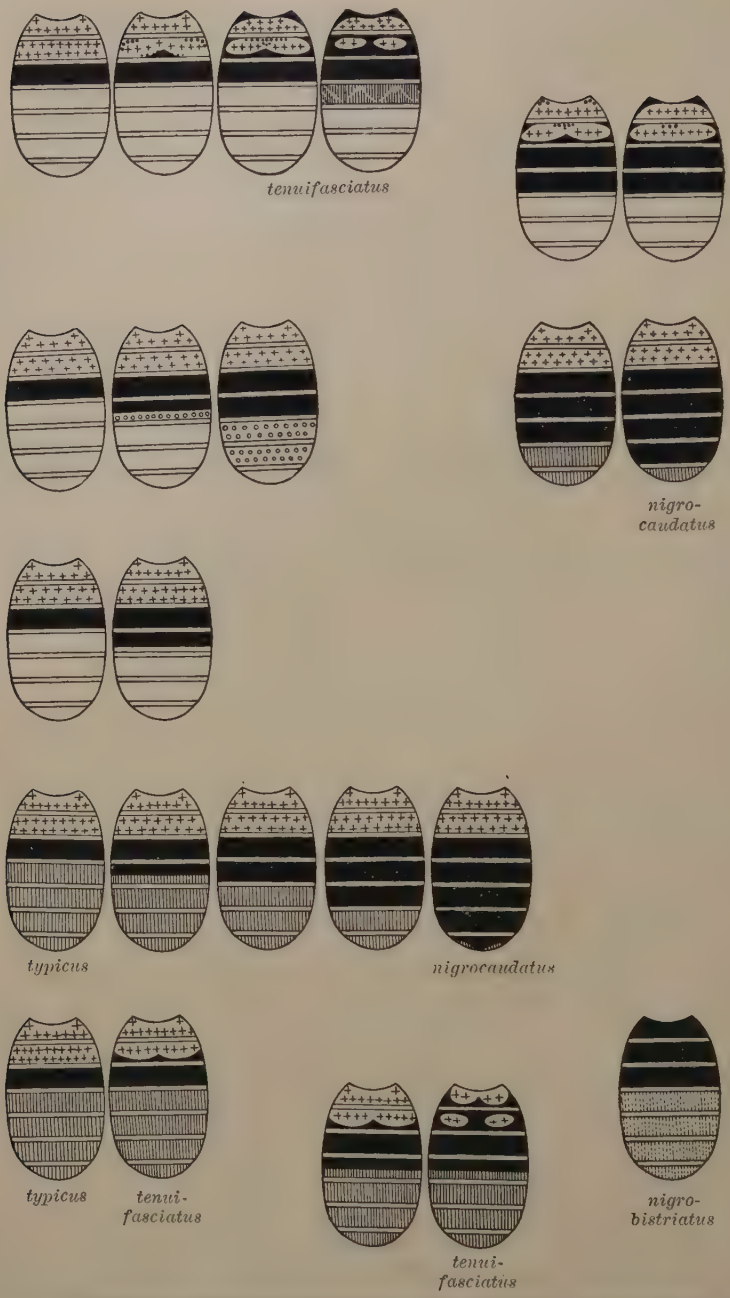


Abb. 12. Variabilität des Abdomens der Männchen von *B. regeli* aus den westlichen Tälern (die drei unteren Reihen) und aus dem Boro-Choro-Gebirge und Siebenstromland (die beiden oberen Reihen).

Unabhängig von dem Schwarzwerden der letzten Segmente verläuft ein Verdrängen der gelben Haare auf den beiden ersten Abdominalsegmenten durch schwarze Haare (Abb. 12). O. Vogt hat diese Einschränkung des Gelb als forma *tenuifasciatus* beschrieben. Bei den Männchen aus dem West-Pamir geht die Verdrängung des Gelb so weit, daß die ersten drei Abdominalsegmente ganz schwarz werden. Ich bezeichne diese Form als forma *nigrobistriatus*.

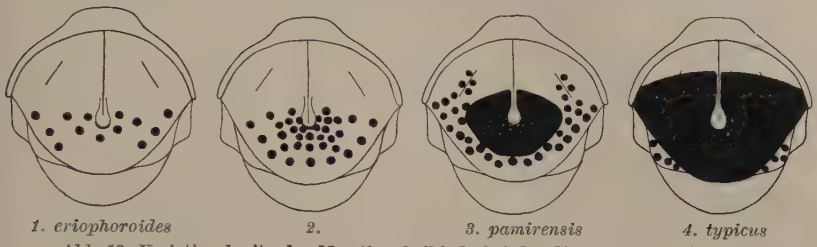


Abb. 13. Variationsbreite der Mesothorakalbinde bei den Männchen von *B. regeli* aus den westlichen Tälern.

Ziemlich unabhängig von dem Schwarzwerden des Abdomens variiert der Grad der Ausbildung der Mesothorakalbinde. Friese hat ein Männchen beschrieben (*pamirensis* Fr.), bei dem die Mesothorakalbinde anfängt, sich aufzulösen. Diese Form dürfte etwa der Stufe 3 in Abb. 13 entsprechen. Bei den Weibchen aus den westlichen Tälern ist sie häufig. Ob dagegen die Stufen 1 und 2, die bei Arbeitern und Männchen sehr häufig sind, gleichfalls in den westlichen Tälern vorkommen, vermag ich nicht mit Sicherheit zu entscheiden. Die Ende August gefangenen fünf frischen Weibchen gehören alle zu Stufe 3 und 4. Die anderen dort gefangenen Weibchen sind so sehr abgeflogen, daß eine Entscheidung nicht mit Sicherheit getroffen werden kann. Auf den Pamiren kommt selbst Stufe 3 nicht vor. Alle 30 Weibchen von hier gehören zu Stufe 4. Bei den Männchen und Arbeitern bezeichnen wir die Stufen 1 und 2 als eriophoroide Form, analog dem Vorgange bei *separandus*.

Wiederum ziemlich wenig korreliert mit dem vorigen ist der Grad der Gelbfärbung des Gesichtes. Auf Abb. 14 ist diese Variationsreihe zur Darstellung gebracht. Die Variationsreihe unterscheidet sich insofern von jenen bei anderen Hummelarten, als die letzten gelben Haare auf dem Clypeus erhalten bleiben,

Abb. 14. Variabilität der Kopffärbung bei den Männchen von *B. regeli* aus den westlichen Tälern.

während wir sie bei anderen Arten zuletzt an der Basis der Fühler antreffen. Diese Gelbfärbung des Clypeus ist außer bei *morawitzi* für alle Arten der Untergattung *Sibiricobombus* charakteristisch. Es zeigt sich jedoch, daß bei *regeli* im westlichen Pamir der Clypeus sehr dunkel werden kann. Einige Männchen haben auf dem Clypeus braune Haare, untermischt mit zahlreichen eingestreuten schwarzen Haaren.

In dem Auftreten der *eriophoroides*-Form, dem hellen Gelb der Binden und in dem Auftreten der *rufozonatus*-Form auf dem Kara-kul-Pamir gliedert sich der

regeli des Pamir-Gebietes gut in den in ganz Westturkestan herrschenden Farbtypus ein, wenngleich er in der Färbung des Abdomens bei *Männchen und Arbeitern* noch weitgehendste Übereinstimmung mit den ostturkestanischen Formen zeigt.

Mendacibombus Vogt.

Aus Turkestan führt Skorikov vier *Mendacibombi* an, nämlich *defector*, *marussinus*, *macarjini* und *turkestanicus*. Da die Beschreibung von *marussinus* Skor. und *macarjini* Skor. nur in russischer Sprache gegeben wurden, so sei die Übersetzung hier wiedergegeben:

1. *Bombus mendax marussinus* Skor.

„Thorax einfarbig hellgelb. 3. Abdominalsegment vollständig schwarz. Die beiden ersten Segmente hellgelb. Seiten des Abdomens hellgelb. in der unteren Hälfte aber weißlich. Unterseite hell. Corbicula mit hellen Haaren.
Östlicher Pamir."
(Rev. Russe d'Entom. **1903**, Nr 3, 330.)

Hierzu beschreibt er eine Aberration:

2. *Bombus mendax marussinus aberrans* Skor.

„Vordere Hälfte des 3. Abdominalsegmentes von hellen Haaren eingenommen. Im übrigen wie bei *marussinus*.
Östlicher Pamir."
(Rev. Russe d'Entom. **1903**, Nr. 3, 330.)

Eine *Bombus marussinus* sehr ähnliche, eventuell identische Form, wurde im *westlichen* Teil des Pamirs und in den *westlichen Tälern* gefunden. Es sei hier eine genauere Beschreibung dieser Form gegeben. *Typicus* ist folgendermaßen gefärbt:

Thorax hell einheitlich grünlich-gelb, bei abgeflogenen Tieren grau oder bräulich-gelb. Das erste Abdominalsegment ist von der Färbung des Thorax, das zweite vielfach heller graugelb bis grau. Wie bei allen mir bekannten *Mendacibombi* (*mendax*, *margreiteri*, *defector* und ihren Varietäten) befinden, sich soweit nicht das ganze Segment schwarz ist, am caudalen Rand des 2. Abdominalsegmentes einzelne schwarze Haare. Das 3. Abdominalsegment ist schwarz, ausgenommen ein sehr schmaler caudaler Saum roter Haare, der gleichfalls für alle untersuchten Formen der Untergattung *Mendacibombus* charakteristisch ist. Die folgenden Segmente sind rot (*ruderarius*-Rot). Seiten des Thorax greis behaart; Unterseite dunkel. Die letzten Abdominalsegmente unterseits lateral gelblich, median dunkler behaart, die ersten dunkel behaart. Beine schwarz behaart, nur die Unterseite der Trochanter greis. Corbiculahaare gemischt greis und rötlich. Kopf dunkel behaart, auf dem Vertex einige honiggelbe Haare; desgleichen in der Umgebung der Fühlerbasis honiggelbe Haare. In allen Skulpturmerkmalen wie *mendax*. Auch die männlichen Genitalien nicht von jenen der Stammform unterschieden.

Ich lege der Beschreibung der Variabilität von *marussinus* die Arbeiter zugrunde, da nur drei Weibchen gefangen wurden. In Abb. 15 sind in der oberen Reihe die verschiedenen Variationsstufen wiedergegeben. Auf dem 2. Abdominalsegment werden die schwarzen Haare allmählich durch rote ersetzt. Auf dem 3. Segment breitet sich das Rot etwas diffus von caudal nach oral fortschreitend über das ganze Segment aus, nur wenige schwarze Haare — namentlich median — stehen lassend. Gleichzeitig wird auch das Gesicht heller. Parallel damit geht die Aufhellung der Beine. Bei den dunkelsten Arbeitern sind die Corbiculahaare schwarz. Auch die Femure sind großenteils schwarz. Die Aufhellung schreitet

ähnlich wie bei *separandus*, von hinten nach vorn fort. Bei den hellsten Exemplaren sind die Corbiculahaare vorherrschend honiggelb, nur wenige dunkle Haare eingemischt. Die Femure des 3. Beinpaares sind dann ganz greis behaart. An den Femuren des 2. Beinpaares sind nur noch oberseits schwarze Haare vorhanden, die des dritten Beinpaares sind unterseits, namentlich im proximalen Teil stark greis behaart. Die dunklen Haare der Thoraxunterseite haben bei diesen Tieren einer greisgrünen Behaarung Platz gemacht.

Bei den Männchen finden wir die gleiche Variationsrichtung in der Färbung des 3. Abdominalsegmentes (Abb. 15, untere Reihe), der Beine und des Gesichtes. Auf dem 3. Abdominalsegment kommt es bei dem hellsten Tier zur Verdrängung aller schwarzen Haare. Zudem fehlt bei ihnen ein deutlicher Saum roter Haare auf dem 2. Segment.

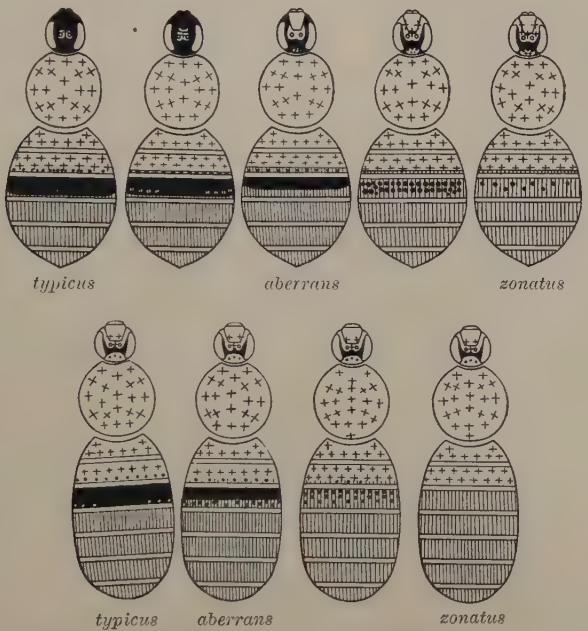


Abb. 15. Variabilität der Arbeiter (obere Reihe) und Männchen (untere Reihe) von *B. mendax marussinus*.

Die dritte Stufe bei den Arbeitern und die zweite Stufe bei den Männchen dürfte *aberrans* Skor. entsprechen. Die Endstufe nenne ich *zonatus*.

Fundorte: Paß Naisa-tasch (Pamire), 31. VII., 4300 m, 1 ♀;
Tal des Baches Maz (westliche Täler), 16. VIII., 3700 m, 1 ♀, 2 ♀♀;
Maz (westliche Täler), 15. VIII., 3580 m, 1 ♀, 7 ♀♀;
Str. Maz-Langar (westliche Täler), 17. VIII., 3500 m, 3 ♀♀;
Kitschik-Mardjanai (westliche Täler), 1. IX., 3900 m, 9 ♂♂, 28 ♀♀;
Koi-tesek (westliche Täler), 26. VIII., 4000 m, 1 ♂, 3 ♀♀;
Tokus-bulak (westliche Täler), 24. VIII., 3800 m, 1 ♀;
Dusach-dara (westliche Täler), 31. VIII., 4500 m, 2 ♂♂, 1 ♀;
Tam-di-Tal (Pamire), 6. VIII., 4150 m, 2 ♀♀;
Tschatir-tasch (Pamire), 1. VIII., 4100 m, 1 ♀;
Turumtai-kul (Pamire), 24. VIII., 4350 m, 1 ♂.

3. Bombus mendax macarjini Skor.

„Seiten vollständig hellgelb. Binden auf dem Thorax und auf den Abdominaltergiten hellgelb. Abdomen von unten dunkel. Das ganze Gesicht hellgelb. 3. Abdominalsegment am Vorderrande mit einem Streifen heller Haare. Corbiculae fuchsrot.

Östlicher Pamir." (Rev. Russe d'Entom. **1903**, Nr 3, 329.)

Diese Form scheint viel seltener zu sein als *mendax marussinus*. Sie fliegt mit ihr in demselben Gebiet, scheint jedoch nur in größeren Höhen häufiger zu sein. Sie wurde unterhalb 4000 m nicht angetroffen. Die Färbung der neun Arbeiter vom Turumtai-kul (Nest) ist durchaus konstant.

Fundorte: Paß Naisa-tasch (Pamire), 31. VII., 4300 m, 1 ♀;
Turumtai-kul (Pamire), 24. VIII., 4350 m, 9 ♀♀, 1 ♂.

VII. Pratobombus Vogt.

Die Untergattung *Pratobombus* ist in zwei Arten aus Turkestan bekannt geworden, als *biroi* Vogt und *leucopygus* Mor. Beide Arten wurden während der Expedition gefangen.

I. *Bombus biroi* O. Vogt.

Bombus biroi Vogt zeigt in seiner Variabilität große Übereinstimmung mit der *separandus-keriensis*-Gruppe. Vogt unterscheidet drei Hauptfärbungstypen: *typicus* (alle hellen Binden weißgrau); *flavostriatus* (zweites Abdominalsegment gelblich), *flavobistriatus* (1. und 2. Abdominalsegment gelblich) und *flavofasciatus* (alle hellen Binden gelb). *Biroi typicus* zeigt am 3. Abdominalsegment einen caudalen weiß-grauen Saum. Nach dem Grad des Verschwindens dieses Saumes unterscheidet Vogt die Formen *dyspostzonatus* (Saum beinahe verschwunden) und *nigrozonatus* (Saum ganz verschwunden). (Vgl. Abb. 17.)

Von diesen Formen wurden folgende erbeutet:

1. Bombus biroi flavostriatus nigrozonatus Vogt.

Fundorte: Moränen nördlich des Kurumdi (Alai-Tal), 2. VII., 3200 m, 1 ♀.

2. Bombus biroi flavobistriatus Vogt.

Fundorte: Moränen nördlich des Kurumdi (Alai-Tal), 2. VII., 3200 m, 3 ♀♀;
Dusach-dara (westliche Täler), 31. VIII., 4500 m, 1 ♀.

3. Bombus biroi flavobistriatus dyspostzonatus Vogt.

Fundort: Dusach-dara (westliche Täler); 31. VIII., 4500 m, 1 ♀.

4. Bombus biroi flavofasciatus Vogt.

Fundorte: Moränen nördlich des Kurumdi (Alai-Tal), 2. VII., 3200 m, 3 ♀♀.

5. Bombus biroi subfuscofasciatus nov. var.

Thorakalbinde nicht bräunlich wie bei *flavofasciatus*, sondern intensiv grünlich gelb. Kopf ganz schwarz behaart. 3. Abdominalsegment schwarz behaart, nur seitlich einige gelbe Haare, Corbiculahaare rot.

Fundort: Kitschik-Mardjanai (westliche Täler), 1. IX., 3900 m, 1 ♀.

II. *Bombus leucopygus* Mor.

Von *leucopygus* Mor. wurde bei Gultscha (Alai), 21. VI., 1950 m, 1 Arbeiter gefangen.

Desgleichen fing ich ihn in den westlichen Tälern (eine Anzahl ♀♀). Auf den Pamiren scheint er zu fehlen. Die Fundortsangabe „Pamir" dürfte sich aller Wahrscheinlichkeit nach auf die westlichen Täler beziehen oder auf den Kara-

teghin. In der Vogtschen Sammlung befinden sich zwei *leucopygus*, die Skorikov als *leucopygus flavonotus* und *leucopygus macarjini* determiniert hat. Die Fundortetikette lautet „Pamir, Fergana, 24.VI.09". Skorikov hat diese Formen 1914 (Rev. Russe d'Entom., p. 294) beschrieben. Die Beschreibung (russisch) sei hier ergänzt.

1. Bombus leucopygus flavonotus Skor.

Thorax und die ersten Abdominalsegmente hell bräunlich-gelb gefärbt; die schwarze Mesothorakalbinde ist sehr stark obliteriert, nur in der Mitte des Thorax befinden sich noch einige schwarze Haare, 3. Abdominalsegment schwarz, jedoch mit zahlreichen gelben Haaren untermischt. Die letzten Abdominalsegmente schwach rötlich; Kopf in der Umgebung der Fühlerbasis und auf der Stirn stark gelb behaart. Unterseite, Femure und Trochanter gelb behaart, Tibien und Metatarsen stark rötlich. Letztes Abdominalsegment deutlich gekielt, auch im übrigen Skulptur wie bei *leucopygus*.

Das Männchen ist mir unbekannt.

2. Bombus leucopygus flavonotus macarjini Skor.

Diese Form ist sicherlich keine *flavonotus* gleichwertige Varietät, wie Skorikov in der Namensgebung andeutet (vgl. oben), sondern nur eine extreme Variante von *flavonotus*. Auf dem 3. Abdominalsegment sind die schwarzen Haare bis auf geringe Spuren verschwunden, so daß das Abdomen von oral nach caudal einheitlich gelblich, gelblich-rot und rötlich-weiß erscheint. Im übrigen wie die Stammform.

Zu *leucopygus flavonotus* gehören 35 Arbeiter, die im Tal des Baches Maz (westliche Täler) in 3700 m Höhe an *Epilobium* sp. am 15. und 16. August 1928 gefangen wurden. Diese Tiere, die etwas grünlich-gelber gefärbt sind und ein stärker rot gefärbtes Abdomen besitzen (4. Abdominalsegment *lapidarius*-Rot, 5. und 6. Abdominalsegment heller rot bis weißlich-rot) lassen sich in zwei Gruppen einteilen, je nachdem die Mesothorakalbinde vorhanden ist oder fehlt. Diese beiden Formen, die fasciäre und die eriophoroide, sind durch zahlreiche Übergänge miteinander verbunden. Auf dem 3. Abdominalsegment kommt es bei einigen Exemplaren zur Ausbildung eines schmalen Saumes gelber Haare. Die Femure und Trochanter sind gelb behaart, die Corbiculae schwarz. Gesicht nur mit wenigen gelben Haaren oder fast ganz schwarz. Männchen wurden nicht gefangen.

Die Untergattung *Pratobombus* ist zur Zeit die artenreichste aller Untergattungen. Skorikov führt insgesamt 43 Arten an. Alle diese Formen sind in ihrer Zusammengehörigkeit gut charakterisiert durch die Genitalanhänge der Männchen. Die Weibchen differieren dagegen in vielen morphologischen Merkmalen recht stark voneinander.

E. Krüger hat *pratorum, pyrenaeus, biroi, jonellus, lapponicus* und *hypnorum* gemessen. Bei diesen Formen liegt der Sehnenindex zwischen 94,8 (*pratorum*) und 101,3 (*jonellus*), der Clypeusindex (II. Methode) zwischen 118,6 (*pratorum*) und 148,0 (*jonellus*). Diese großen Schwankungen können zu der Vermutung Anlaß geben, die Untergattung *Pratobombus* sei nicht einheitlich, trotz der großen Ähnlichkeit der Genitalien der Männchen aller Arten.

In Tabelle 3 ist die Zahl der disparaten und äqualen Merkmale der von E. Krüger gemessenen Arten zusammengestellt. Nehmen wir *pratorum als* Ausgangspunkt, so zeigt sich, daß *pyrenaeus, jonellus* und *biroi* einen mittleren Abstand von *pratorum* wahren. *Lapponicus* und *hypnorum* entfernen sich noch stärker von *pratorum*. Innerhalb der Gruppe *pyreneus-jonellus-biroi* haben *biroi* und *jonellus* stark übereinstimmende Kopfmaße. *Pyrenaeus* und *biroi* unter-

scheiden sich wenig. Größer ist die Differenz zwischen *pyrenaeus* und *jonellus*. In der Gruppe *hypnorum-lapponicus*, die von *pratorum* etwa gleichen Abstand nehmen, ist die Zahl der disparaten Merkmale relativ groß, so daß auch sie aufgestellt werden muß.

Tabelle 3.

Zahl der disparaten (arabische Ziffern) und der äqualen (römisch. Ziffern) Merkmale	*pratorum*	*pyrenaeus*	*biroi*	*jonellus*	*lapponicus*	*hypnorum*
pratorum		6, I	6,0	7, I	10,0	11,0
pyrenaeus	6, I		2, II	4, I	4, II	5, I
biroi	6,0	2, II		0, VI	0, III	4,0
jonellus	7, I	4, I	0, VI		0, I	7,0
lapponicus	10,0	4, II	0, III	0, I		7, I
hypnorum	11,0	5, I	4,0	7,0	7, I	

E. Krüger hat jedoch gezeigt, daß in vielen Fällen kein großer Wert auf die Größe der Unterschiede in den Kopfmaßen gelegt werden darf. Zahlreiche Konvergenzen verdecken die wahren Verwandtschaftsverhältnisse. Ich habe deshalb das letzte Abdominaltergit bei *lapponicus*, *pyrenaeus*, *brodmannicus*, *haematurus*, *jonellus*, *pratorum*, *skorikovi*, *modestus*, *versicolor*, *hypnorum*, *biroi* und *leucopygus*

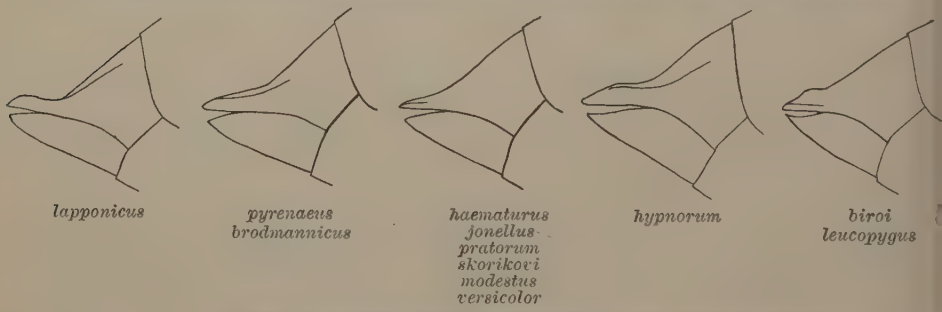


Abb. 16. Form des letzten Abdominalsegments (Seitenansicht) bei den palaearktischen Arten der Untergattung *Pratobombus*.

untersucht. Dabei ergab sich, daß sich alle diese Arten fünf Bildungstypen des letzten Abdominaltergites zuordnen lassen. Auf Abb. 16 sind diese Typen zur Darstellung gebracht. Aus der Form des Tergites geht ohne weiteres hervor, daß *jonellus* und *biroi* trotz großer Ähnlichkeit in den Kopfmaßen zwei ganz getrennten Gruppen angehören. Die kleine knopfartige Erhöhung auf dem Tergit und

der deutliche Kiel auf dem Sternit sind für *biroi* und *leucopygus* außerordentlich charakteristisch. Die Gruppen *lapponicus, pyrenaeus* und *hypnorum* bleiben bestehen. *Jonellus* ist aber der Gruppe des *pratorum* zuzuordnen. Nach der Form des letzten Abdominalsegmentes kommen wir also zu folgender Gliederung:

I. Tergit mit deutlicher Grube vor der Spitze, seitlich scharf begrenzt: *lapponicus.*
II. Grube auf dem Tergit nur angedeutet, seitlich schwächer begrenzt: *pyrenaeus, brodmannicus.*
III. Ohne Grube und ohne Seitenkante: *haematurus, jonellus, pratorum, skorikovi, modestus, versicolor.*
IV. Vor der Spitze mit flachem Wulst, der seitlich durch eine Kante begrenzt ist: *hypnorum.*
V. Vor der Spitze mit knopfartiger Erhebung, ohne deutliche Seitenkante: *biroi, leucopygus.*

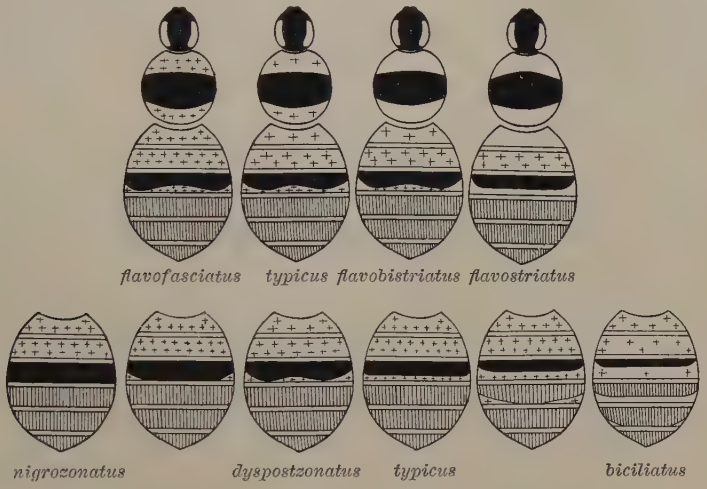


Abb. 17. Variabilität von *B. biroi* in den turkestanischen Gebirgen.

Bei diesen Arten wurden auch die männlichen Genitalien untersucht. Es zeigte sich jedoch, daß eine Gruppierung nach der Gestalt der Sagitten und des distalen Randes der Lacinia nicht mit jener übereinstimmt, die auf Grund der Form des letzten Abdominaltergites gegeben wurde. Aus der Gruppe III fällt *haematurus* durch die Form der Lacinia heraus. In Gruppe V unterscheiden sich *biroi* und *leucopygus* in der Form der Sagitten sehr stark voneinander. Bei *biroi* ist der Haken verbreitert, bei *leucopygus* relativ schmal. Es sei hier nicht weiter darauf eingegangen, sondern auf die diesbezügliche Arbeit von E. Krüger verwiesen[1].

In Abb. 17 ist für *biroi* eine ähnliche Übersicht über die Variabilität der Bindenfärbung gegeben wie oben bei *separandus. Separandus* ganz analog verhält sich *biroi* auch in der Variabilität der Färbung der Abdominalsegmente 3—5. Auch hier treten in der Buchara Tiere auf, die in der Färbung des Abdomens an *keriensis* erinnern. Ich nenne diese Form *biroi biciliatus.*

[1] Über die Genitalanhänge der Männchen der palaearktischen *Pratobombus*-Arten (erscheint demnächst).

Bombus biroi biciliatus nov. var.

Binden gelblich grauweiß. Die schwarze Binde auf dem 3. Abdominalsegment und das Rot auf dem 4. Segment durch weißgraue Haare stark eingeengt. Auch auf dem 5. Segment finden sich lateral zahlreiche weißgraue Haare. Unterseite, Femure und Trochanter greis behaart. Corbiculahaare weißlich bis schwach rötlich. Gesicht schwarz, ausgenommen wenige gelbe Haare an der Fühlerbasis. Fundort: Buchara, 1913, leg. H. Rolle, 1 ♀ (Coll. O. Vogt).

Bei den Männchen von *biroi* verläuft die Variabilität in der gleichen Richtung wie bei *separandus*. Wir finden Formen mit deutlicher schwarzer Mesothorakalbinde und schwarzem Abdominalsegment und solche, bei denen die Mesothorakalbinde nur noch in einigen schwarzen Haaren in der Mitte des Thorax restiert und das Schwarz des 3. Abdominalsegmentes fast ganz durch Gelb ersetzt ist. Auch auf den beiden folgenden Segmenten finden wir mehr oder weniger deutlich ausgebildete Ciliensäume. Zwischen der fasciären und eriophoroiden Form als auch zwischen der *azonatus* und *zonatus*, bzw. *biciliatus*-Form finden wir alle Übergänge vertreten.

VIII. **Cullumanobombus Vogt.**

Zu dieser Untergattung rechnet O. Vogt *B. silantjewi, apollineus, controversus, semenoviellus* und *cullumanus*. Von diesen wurde nur *silantjewi* Mor. im Alai angetroffen. Auf den Pamiren scheint *Cullumanobombus* überhaupt zu fehlen. Auch in den westlichen Tälern wurde diese Untergattung nicht beobachtet.

1. *Bombus silantjewi typicus* Mor.

Pro- und Metathorax mit gelben Binden, desgleichen 1. und 2. Abdominalsegment. Seiten des Prothorax noch ein wenig weiter ventral gelb als bei den Tieren aus dem Tientschan-Gebiet.

Fundorte: Paß Tschi-gil-tschik (Alai), 20. VI., 2000 m, 1 ♀;
Gultscha (Alai), 21. VI., 1950 m, 3 ♀♀.

2. *Bombus silantjewi intermedius* (O. Vogt in litt.).

Pro- und Metathorax mit gelben Binden. Binden aber etwas schmäler, besonders die Metathorakalbinde. Prothorakalbinde seitlich verkürzt. 1. Abdominalsegment oral mit schwarzen Haaren; 2. Segment gelb.

Fundorte: Paß Tschi-gil-tschik (Alai), 20. VI., 2000 m, 1 ♀;
Gultscha (Alai), 21. VI., 1950 m, 3 ♀♀.

3. *Bombus silantjewi nigrotaeniatus* O. Vogt.

Wenige gelbe Haare am Scutellum; Prothorakalbinde sehr dunkel und noch stärker verkürzt. 1. Abdominalsegment mit zahlreichen schwarzen Haaren, nur wenige gelbe Haare eingestreut; 2. Segment gleichfalls, namentlich lateral, mit zahlreichen schwarzen Haaren.

Fundort: Gultscha (Alai), 21. VI., 1950 m, 3 ♀♀.

Das letzte Abdominalsegment von *silantjewi* ist bereits von E. Krüger untersucht worden (Krüger, 1920, S. 427). Besonders charakteristisch ist der Buckel auf dem Endsegment. Der Kiel, den bereits Krüger erwähnt, ist sehr verschieden ausgebildet. Er kann als kurzes Knöpfchen auf dem Buckel mit schwachen median verlaufenden Ausläufern oder als kräftiger, von dem Segmentende bis über die Segmentmitte verlaufender Kiel ausgebildet sein. Im letzten Falle gabelt er sich oral des Buckels und schließ eine tiefe, langgestreckte Grube ein.

Gleiche Form des letzten Abdominalsegmentes finden wir auch bei *cullumanus*. An Hand dieses Merkmales lassen sich *cullumanus*-Weibchen stets leicht

von ähnlich gefärbten *soroeensis*, *pratorum*, *ruderarius*, *lapidarius* und *vorticosus* unterscheiden.

Apollineus, *semenoviellus* und *controversus* stimmen mit den beiden obengenannten Formen im Bau des letzten Abdominalsegmentes überein, so daß dieses Merkmal als gutes Charakteristikum für die ganze Untergattung gelten kann.

Eine gewisse Ähnlichkeit in der Form des letzten Tergites besteht nur mit *fedtschenkoi* und *biroi*, doch fehlt bei beiden Formen der Kiel. Zudem ist der Höker bei *fedtschenkoi* dreieckig, bei *biroi* rundlich, bei *Cullumanobombus* dagegen mehr längsgestreckt. Außerdem fehlt bei diesen Arten die Grube in der Gabelung des Kieles.

IX. Terrestribombus Vogt.

1. *Bombus lucorum alaiensis* nov. var.

After rein weiß, Prothorakalbinde und 2. Abdominalsegment etwas heller gelb als bei *typicus*; Prothorakalbinde auch etwas breiter. In der Mitte und an den Seiten des 1. Abdominalsegmentes nur sehr wenige gelbe Haare. Metathorax stets ohne gelbe Haare. Sehr ähnlich dem *lucorum* der nördlichen Mongolei (*mongolicus* O. Vogt), schwarzer Saum am Caudalrand des 2. Abdominalsegmentes jedoch breiter, so daß die gelbe Abdominalbinde schmäler erscheint; auch ist sie ein wenig bräunlicher als bei den mongolischen Tieren. Corbiculahaare der Weibchen schwarz oder stark rötlich, die der Arbeiter ganz schwarz oder nur vereinzelte Haare mit hellen Spitzen. Ziemlich kurzhaarig.

Diese Form hat eine interessante Verbreitung. Sie fliegt im Alai und in Jaman-tal (Pamire). In dem dazwischen liegenden Gebiet wurde sie nicht angetroffen. Sie scheint die Hauptkette des Alai nicht zu überfliegen. Südlich des Passes Taldik (3400 m), im Alai-Tal, wurde sie bereits nicht mehr gesichtet.

Fundorte: Gultscha (Alai), 21. VI., 1950 m, 1 ♀;
Kisil-beles (Alai), 25. VI., 2540 m, 2 ♀♀;
Taldik (Alai), 26. VI., 3200 m, 1 ♀;
Jaman-tal (Pamire), 28. VII., 3700 m, 6 ♀♀.

X. Obertobombus m.

1. *Bombus oberti* Mor.

Diese Art wurde 1883 von Morawitz nach einer Anzahl Männchen aus dem Hochgebirge bei Wjernoje beschrieben. Radoszkovsky bildete 1888 (Tab. XII) die männlichen Genitalien ab. Seit dieser Zeit wurden *oberti*-Männchen anscheinend nicht wieder aufgefunden. Auch Skorikov (1922) führt *oberti* Mor. nicht auf. Die dazu gehörenden Weibchen — Morawitz mutmaßt, daß ein langköpfiges, dem Männchen ähnlich gefärbtes Weibchen zu dieser Art gehört — wurden in der Folgezeit dem *tschitscherini* und *melanurus* angegliedert. Skorikov bezeichnete die graugebänderten und schwarzafterigen Weibchen aus dem Pamir als *tschitscherini ciliatus* (Skor. in litt.). Zwei von Skorikov determinierte Exemplare befinden sich in Coll. O. Vogt. Friese und v. Wagner bilden einen *melanurus apicatus* Fr. und v. Wagner aus dem Pamir und Altai ab (Zool. Stud. II). Dieser dürfte jedoch nichts anderes als der typische *oberti* Mor. sein. Ein typisches Männchen aus Turkestan, von Radoszkovsky determiniert, befindet sich in Coll. O. Vogt.

Ich habe diese Art im Pamir in Anzahl gesammelt und zwar beide Formen. Von den Männchen sagt bereits Radoszkovsky, daß ihr Genitalapparat am meisten Ähnlichkeit mit *mastrucatus* besitzt. Wenn Skorikov später seinen *ciliatus* zu *Subterraneobombus* stellte, so hat die dem *melanurus griseofasciatus* sehr

ähnliche Färbung ihn vermutlich die großen Differenzen zwischen beiden übersehen lassen.

Bombus oberti Mor. charakterisiert sich folgendermaßen:

Etwas kleiner als *melanurus griseofasciatus* (*oberti*, 2,3—3 cm, *melanurus griseofasciatus* 2,8—3,7 cm). Kopf etwas kürzer als bei *melanurus griseofasciatus*, Grube der Oberlippe in der Mitte beiderseits durch die Wülste eingeengt, flacher und kleiner als bei *melanurus griseofasciatus*, Wangen kürzer, nur 1,5mal so lang als breit (bei *melanurus griseofasciatus* fast 1,8mal so lang als breit). Clypeus auf der Scheibe sehr fein punktiert, aber dichter und kräftiger als bei *melanurus griseofasciatus*. Das 1. Glied der Fühlergeißel kürzer als die beiden folgenden zusammen, 2. nur wenig länger als breit, 3. etwas länger. Letztes Abdominaltergit mit oral-caudal verlaufender scharf begrenzter Rinne, die caudal breit und tief, oralwärts schmäler und flacher ist; caudalwärts nicht begrenzt (vgl. Abb. 18).

Abb. 18. Abdominalende von *B. oberti* (letztes Tergit von oben betrachtet).

Pro- und Metathorakalbinde gelb, desgleichen 1. und 2. Abdominaltergit. Mesothorakalbinde schwarz, schmal, mit gelben Haaren durchsetzt. Kopf schwarz behaart. 3. Abdominalsegment schwarz, in der caudalen Hälfte mit zahlreichen ziemlich diffus verteilten rötlichen und gelblichen Haaren untermischt. Die folgenden Abdominalsegmente braunrot. Beine und Unterseite schwarz, nur an den Rändern der letzten Sternite rotbraune Haarsäume. Die Prothorakalbinde geht seitlich nur wenig über die Tegulae hinaus. Thoraxseiten deshalb größtenteils schwarz.

Fundort: südlich d. Kara-kul (Pamire), 12. VII., 3960 m, 1 ♀.

Die Arbeiter sind verhältnismäßig kleiner, im Durchschnitt viel kleiner als die Arbeiter von *melanurus griseofasciatus*. Die drei letzten Abdominalsegmente sind stets rot (*lapidarius*-Rot). Die hellen Binden des Thorax und Abdomens sind grünlich gelb. In Färbung und Größe ähneln sie oberflächlich betrachtet außerordentlich den Arbeitern von *separandus*, doch sind Beine, Kopf und Körperunterseite stets schwarz behaart. Auch zeigt sich bei ihnen nie die Tendenz zur Bildung heller Ciliensäume am caudalen Rand des 3. Segmentes.

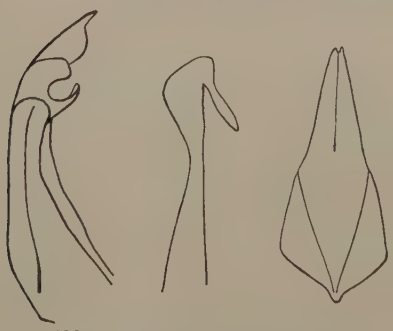


Abb. 19. Genitalien von *B. oberti*.

Die sehr struppig behaarten Männchen ähneln in ihrer Färbung den Arbeitern, doch kommt es bei ihnen zur Bildung von Ciliensäumen. Neben solchen Tieren, welche keine gelben Haare auf dem 3. Segment zeigen (*azonatus*-Form), finden wir solche, die deutlich ausgebildete Cilien haben (*postzonatus*-Form). Gesicht, Unterseite und Beine sind stark gelb behaart. Die Mesothorakalbinde ist vielfach mit zahlreichen gelben Haaren durchsetzt, ohne daß es jedoch zu einer typischen *eriophoroides*-Form käme. Die männlichen Genitalien sind bereits von Morawitz genau geschrieben worden. Ich habe dieser Beschreibung nichts hinzuzusetzen und verweise deshalb nur auf Abb. 19.

Weitaus häufiger als in der Stammform treten die Weibchen als *B. oberti griseofasciatus* nov. var. (= *tschitscherini ciliatus* Skor. in litt.) auf.

2. Bombus oberti griseofasciatus nov. var.

Mesothorakalbinde schwarz, häufig mit eingemischten greisen Haaren. Helle Binden des Thorax und der Abdominalsegmente 1 und 2 grau, zumeist dunkler als bei *melanurus griseofasciatus*, zuweilen deutlich schmutzig gelb bis hell-bräunlich, 3. bis 4. Abdominalsegment schwarz bis dunkel rotbraun, mit helleren (braunen oder weißlichen) caudalen Säumen. Kopf, Unterseite und Beine schwarz. Diese Färbung wurde bei Arbeitern und Männchen nie angetroffen.

Oberti griseofasciatus m. ist im Pamir-Gebiet seltener als *melanurus griseofasciatus*. Beide haben ungefähr das gleiche Verbreitungsgebiet.

Bei den in der Fundort-Zusammenstellung aufgeführten Weibchen handelt es sich stets um *oberti griseofasciatus*-Weibchen.

Fundorte: Kara-kul (Pamire), 6. VII., 3960 m, 1 ♀;
südöstlich des Kara-kul (Pamire), 12. VII., 3960 m, 1 ♀;
Tal östlich des Kara-kul (Pamire), 8. VII., 4000 m, 1 ♀;
Ak-baital-Tal (Pamire), 16. VII., 4000 m, 2 ♀♀;
Paß Naisa-tasch (Pamire), 31. VII., 4300 m, 2 ♀♀, 8 ♀♀;
Koi-tesek (Pamire), 26. VIII., 4000 m, 1 ♀, 5 ♂♂;
Sasik-kul ((Pamire), 4. VIII., 4050 m, 7 ♀♀, 2 ♂♂;
Sor-Mardjanai (westliche Täler), 30. VIII., 3900 m, 2 ♂♂;
Bulun-kul (westliche Täler), 27. VIII., 3900 m, 1 ♂;
Jaman-tal (Pamire), 27. VII., 3700 m, 1 ♀;
Djeken-Aral (Pamire), 7. VIII., 4200 m, 1 ♀.

Die Zuordnung des *Bombus oberti* zu einer der bekannten Untergattungen ist strittig. Betrachten wir zuerst die männlichen Genitalien daraufhin. Nach der Form der Sagitta gehört diese Art zur *Uncobombus*-Gruppe. Diese zerfällt in die Untergattung *Cullumanobombus*, *Pratobombus*, *Mastrucatobombus* und *Sibiricobombus*. In der Form des Hakens der Sagitta ähnelt *oberti* auffallend den Arten der letztgenannten Untergattung. Auch die Squama würde sich gut in diese Untergattung einpassen lassen, wenngleich der fingerförmige Fortsatz länger und dünner ist. Die Lacinia ist dagegen ganz anders gestaltet. Bei *regeli*, *morawitzi* und *sibiricus* ist die Lacinia schmal, distal ein wenig verbreitert und mit Haken und Kerbe versehen. Bei *niveatus* und *vorticosus* ist zwar die Lacinia bedeutend breiter, aber auch hier ist das zugespitzte Ende dennoch ähnlich wie bei den anderen *Sibiricobombus* gestaltet. Bei *Bombus oberti* ist die Lacinia dagegen breit, am Innenrande gerundet und am Außenrande ziemlich lang ausgezogen (vgl. Abb. 19).

Pratobombus, *Cullumanobombus* und *Mastrucatobombus* kommen nicht nur wegen der etwas anders gestalteten Sagitta nicht in engere Wahl, sondern auch wegen ihres viel kürzeren Kopfes. Bei der letztgenannten Gattung verbieten zudem die gezähnten Mandibeln die Zuordnung.

In der Kopflänge ähnelt *B. oberti* wiederum den *Sibiricobombi* am stärksten. Aber auch hier sind sehr charakteristische Unterschiede vorhanden:

1. Die Wangen sind gegen den Clypeus zu schärfer begrenzt.
2. Die Punktierung der Wangen ist weitaus schwächer und geht nicht so weit medianwärts wie bei den *Sibiricobombi*.
3. Der Clypeus ist dichter, aber viel feiner punktiert.
4. Das 2. Glied der Fühlergeißel ist kurz, nur wenig länger als das 3. Es ist noch ein wenig kürzer als bei *B. sibiricus*, der *B. oberti* in dieser Hinsicht am nächsten stehen.
5. Die Facettenaugen sind nicht blasig aufgetrieben wie bei den *Sibiricobombi*.

Diese Unterschiede lassen es als unmöglich erscheinen, *oberti* der Untergattung *Sibiricobombus* zuzuordnen. Es scheint mir berechtigt, für diese Art eine besondere Untergattung zu bilden. Ich schlage dafür den Namen *Obertobombus* vor. *Obertobombus* gehört zu *Anodontobombus* Krüger.

II. Psithyrus.

Wie bereits oben dargelegt wurde, sind Schmarotzerhummeln auf den Pamiren nicht angetroffen worden. In den westlichen Tälern sind sie sehr selten. Es wurden folgende Arten gefangen:

1. Psithyrus branickii typicus Rad.

Ein schwarzafteriges Weibchen. Nur an den Seiten des 2. und 3. Segmentes bleiben zahlreiche gelbliche Haare erhalten.

Fundort: Mus-kulak (westliche Täler), 26. VII., 3600 m, 1 ♀.

2. Psithyrus rupestris eriophoroides nov. var.

Die ersten drei Abdominalsegmente sind gelb, das vierte ist ganz schwarz. In zwei Fällen ist auch die orale Hälfte des 5. Segmentes schwarz. Die folgenden Segmente und die caudale Hälfte des 5. sind rot. Auf dem Thorax ist die Mesothorakalbinde bis auf wenige schwarze Haare in der Mitte der Scheibe geschwunden.

Fundorte: Dusach-dara (westliche Täler), 31. VIII., 4500 m, 2 ♂♂;
Burchan-Tal (Boro-Choro-Gebirge), VIII., 09, 1 ♂ (Coll. O. Vogt).
Narynj (Siebenstromland), 1. IX. 08, 1 ♂ (Coll. O. Vogt).

5. Über Variabilität der Bombi des Pamir-Gebietes.

Bei der Besprechung der im Pamirgebiet gesammelten Formen wurde bereits das Wichtigste über Variabilität und Variationsrichtung bei den dort lebenden Hummeln und ihren nächsten Verwandten in anderen Teilen Turkestans gesagt. Es wurden sechs Hauptvariationsrichtungen in diesem Gebiet angetroffen:

I. Aufhellung der hellen Binden auf Thorax und Abdomen:

Melanurus griseofasciatus (♀♀), griseofasciäre Formen von *separandus* (♀♀), *mendax macarjini* (♀♀, ♀♀, ♂♂), griseofasciäre Formen von *biroi* (♀♀), *oberti griseofasciatus* (♀♀).

II. Bildung von hellen Säumen an den Caudalrändern der Abdominalsegmente 3—5:

Melanurus ciliatus (♂♂), *separandus, keriensis, biori, leucopygus, oberti, fedtschenkoi.*

III. Obliterieren der schwarzen Binde des 3. Segmentes von caudal nach oral durch Eindringen roter Haare:

Mendax marussinus, regeli rufocaudatus rufozonatus (♀♀).

IV. Schwarzwerden der letzten Abdominalsegmente:

Regeli (♂♂), *oberti, branickii.* (Außerdem sind folgende Formen mit schwarzen letzten Abdominalsegmenten bekannt: *Melanurus, melanurus griseofasciatus* und *fedtschenkoi*). Eine Tendenz zum Schwarz-

werden der letzten Abdominalsegmente finden wir auch bei den Männchen von *Psithyrus rupestris eriophoroides*.

V. Obliterieren bzw. Fehlen der Mesothorakalbinde:

Regeli rufocaudatus, mendax marussinus, silantjewi (♂), *leucopygus flavonotus, biroi* (♂♂), *separandus* (♂♂), *fedtschenkoi, melanurus, branickii, rupestris eriophoroides* (♂♂), *ferganicus*.

VI. Melanismus bei turkestanischen Formen:

regeli, silantjewi, mendax defector.

Außerhalb jener Gruppen stehen Formen wie *laesus, elegans* und *lucorum*, die in ihrer Färbung konstant oder nahezu konstant sind und den Rassen anderer Gegenden sehr ähnlich bleiben.

Weitaus charakteristischer und von allgemeinerer Bedeutung ist

VII. Die intrasexuelle Heterochromie der Pamirhummeln:

melanurus griseofasciatus, separandus, biroi, oberti. Diese Tatsache soll im Zusammenhang mit der Progressivität der Weibchen besprochen werden.

Die oben unter 1. und 2. aufgeführten Konvergenzen haben O. Vogt dazu veranlaßt, in Turkestan von einem *postzonal-pallidofasciären* Charakter der Färbung zu sprechen. Diesem stellt er den *eriophoroid-pallidofasciären* Charakter der Färbung zahlreicher Hummeln des Kaukasus gegenüber. Unter pallidofasciärem Charakter versteht Vogt die große Ausdehnung heller Binden. Mit postzonaler Form des pallidofasciörem Charakters bezeichnet er die Tatsache, daß bei den turkestanischen Tieren das Gelb am caudalen Teil des 3. Abdominalsegmentes auftritt und sich von hier aus auf das ganze Segment oder auf große Teile desselben ausdehnen oder aber als Cilien auch auf den folgenden Segmenten (4. und 5., beim Männchen auch auf dem 6.) auftreten kann, *bevor* eine Obliterierung der Mesothorakalbinde eintritt. Die eriophoroide Form des pallidofasciären Charakters unterscheidet sich darin von der ersteren, daß *zuerst* die Mesothorakalbinde verschwindet. Diese Unterschiede werden durch viele Beispiele gefestigt.

I. Aufhellung der hellen Binden auf Thorax und Abdomen.

Bei der Besprechung der gesammelten Formen wurde bereits auf das Vorherrschen grauer Binden auf Thorax und Abdomen bei den Hummelarten des Pamir aufmerksam gemacht. In der Übersicht zu Anfang dieses Kapitels konnten wir fünf Arten aus dem Pamir namhaft machen, die entweder stets graue Binden besitzen (*melanurus griseofasciatus, mendax macarjini*) oder doch in einigen Varietäten graugebändert sind (*biroi, separandus, oberti*). *Melanurus* und *mendax* fliegen im Alai mit

gelben Binden. Auch der dem *melanurus griseofasciatus* am nächsten verwandte *melanurus tschitscherini* des östlichen Turkestan und der südlichen Vorberge des Tientschan ist gelb bis gelbbraun gebändert. Im Pamir dagegen sind die Vikarianten dieser Formen griseofasciär. *Biroi* fliegt im Hochgebirge in flavo- und griseofasciärer Tracht. In den Vorbergen (Alai) fliegt dagegen nur der schmutziggelb gebänderte *biroi typicus*.

Diese Tendenz der Aufhellung der Binden ist jedoch nicht nur auf den Pamir beschränkt. O. Vogt u. a. haben des öfteren hervorgehoben, daß auch im Kaukasus, in den Pyrenäen, in den südsibirischen Gebirgen bis nach Kamtschatka, im Himalaya und im arktischen Gebiet eine Aufhellung nachweisbar ist. *Charakteristisch für den Pamir ist jedoch der* **griseofasciäre** *Charakter vieler Formen.* Die gleichgerichtete Tendenz der Bildung grauer Binden bei 5 Spezies führt im Pamir zu einem prägnanten Fall regionaler Konvergenz.

Die Färbung des Abdomens schließt sich, wenn wir die Abdominalspitze unberücksichtigt lassen, in vielen Fällen eng an die des Thorax an. Die beiden ersten Segmente sind dann von der Färbung des Pro- und Metathorax, das 3. Segment besitzt in diesem Falle vielfach eine schwarze Querbinde. Die letzten Abdominalsegmente können entweder weiß, rot oder schwarz sein. Diese Art der Zeichnung (*fasciärer Typ*) treffen wir bei fast allen Hummelarten des Pamir an.

Bei den griseofasciären Arten Turkestans werden die ursprünglich gelben Segmente 1 und 2 allmählich ebenso grau wie die Thorakalbinden. Auf Abb. 7 und 17 ist diese Variationsreihe für *separandus* und *biroi* zur Darstellung gebracht. Es zeigt sich hier, daß bei allen griseofasciären Formen sehr selten alles Gelb auf dem zweiten Abdominalsegment verschwindet. Nur bei dem albofasciären *separandus incertoides* aus der nördlichen Mongolei verschwinden auch auf dem 2. Segment alle gelben Haare. O. Vogt findet bei grauen Binden des Thorax und des 1. Segmentes eine gelbe Binde auf dem 2. Segment bei *equestris wüstneii*, *helferanus subbaicalensis*, *patagiatus*, *sicheli flavostriatus*, *uniens*, *separandus flavostriatus*, *keriensis* und *biroi flavostriatus*. Bei den albofasciären Arten des Kaukasus ist die *Binde des 2. Segmentes stets von der Färbung des 1. Segmentes* und des Thorax. Auch hier zeigt sich ein charakteristischer Unterschied in den Trachten beider Faunen und ein weiterer Fall von regionaler Konvergenz, der mit dem griseofasciären Charakter der Färbung auf das engste korreliert zu sein scheint. Bei dem weißgebänderten *eversmanni persicus* aus Persien ist dagegen nur die 1. Abdominalbinde weiß, die zweite gelb. *Eversmanni typicus* aus dem Kaukasus weicht mit zwei weißen Abdominalbinden nicht von anderen albofasciären Formen dieses Gebietes ab. Anderseits finden wir in *mastrucatus stramineus* aus dem Kaschmir eine *bistriatus*-Form, d. h. bei weißen Pro- und

Metathorakalbinden sind die ersten beiden Abdominalbinden gelblich geblieben. Solche *bistriatus*-Formen sind uns von *separandus* und *biroi* auch aus Turkestan bekannt geworden. Bei *mastrucatus kaschmirensis* aus dem Kaschmir sind beide Abdominalbinden bereits weiß geworden.

Inwiefern der pallidofasciäre Typus mit dem Standort der Arten kausal zusammenhängt, vermögen wir einstweilen nicht zu entscheiden, ebensowenig wie wir nichts darüber aussagen können, weshalb im Kaukasus zahlreiche Hummeln albofasciär, im Pamirgebiet dagegen griseofasciär sind.

II. Bildung von hellen Säumen an den Candalrändern der Abdominalsegmente 3—5.

Im systematischen Teil haben wir bereits auf die Häufigkeit der Cilienbildung bei vielen Arten des Pamirgebietes hingewiesen. Am caudalen Rand des 3. Abdominalsegmentes treten lateral helle Haare auf, die sich medianwärts ausbreiten und einen hellen Saum bilden (*postzonatus*-Formen), dieser kann sich oralwärts verbreitern und alle schwarzen Haare des Segmentes verdrängen (*zonatus*-Formen). Bei *biroi*, *separandus*, *keriensis*, *leucopygus*, *oberti*-♂♂ und *fedtschenkoi* handelte es sich stets um helle Haare, die jenen der ersten beiden Segmente gleich gefärbt sind. Diese Arten zeichnen sich weiter dadurch aus, daß auch am 4. und 5. Abdominalsegment helle Säume auftreten. Es zeigte sich weiterhin, daß die Tendenz zur Bildung heller Säume mit dem Grad der Aufhellung der Thorakalbinden steigt. Flavofasciäre Formen haben nur gering entwickelte Säume, griseofasciäre wohlausgebildete. In der Buchara scheint das Konvergenzzentrum für diese Form der Cilienbildung zu liegen. *Bombus keriensis* und *biroi biciliatus*, die den stärksten Grad von Cilienbildung zeigen, sind nur von hier bekannt geworden. Auch bei *vorticosus postzonatus* O. Vogt finden wir in der Buchara und Transkaspien einen gelben Saum am Caudalrand des 3. Segmentes.

Die Tendenz zur Bildung von hellen Säumen finden wir in weitaus schwächerer Form in drei weiteren Gebieten, nämlich im Kaukasus bei *lapidarius niveiventris* und *haematurus flavoimplicatus*, im Transkaukasus bei *niveatus skorikovi* und auf Novaja-Semlja bei *kirbyellus cinctus* und *kirbyellus cinctellus*.

Ein zweites Konvergenzzentrum für Cilienbildung finden wir im Ussurigebiet. O. Vogt weist bereits auf die einander sehr ähnlich aussehenden *equestris wüstneii*, *helferanus subbaicalensis* und *controversus* des Chanka-See-Gebietes hin (II. S. 67). Hierzu gehören noch *ussurensis*, *consobrinus*, *modestus*, *flavobarbatus* und *agrorum* aus demselben Gebiet. Ähnlich gezeichnet ist auch *nymphae* aus Transbaikalien. Die Cilienbildung im Ussurigebiet unterscheidet sich jedoch von jener im Pamirgebiet wesentlich darin, daß nie eine vollständige Verdrängung des ur-

sprünglichen Haarkleides des betreffenden Segmentes stattfindet und daß alle oder fast alle Segmente gleichmäßig helle Cilien aufweisen. Ein sukzessives Fortschreiten von oral nach caudal ist im Gegensatz zu den turkestanischen Formen gleichfalls nicht nachweisbar.

Mit diesem letzten Modus näher verwandt ist die Art der Cilienbildung bei den schwarzafterigen *melanurus ciliatus*-Männchen, *oberti griseofasciatus*-Weibchen und *fedtschenkoi ciliogerens*-Weibchen. Bei diesen Formen werden die schwarzen Haare an den Caudalrändern der letzten Segmente graduell heller. Die Spitzen der Haare werden bräunlich und können schließlich weißlich werden. Eine sukzessive Aufeinanderfolge der Aufhellung der Segmenträndер läßt sich jedoch nicht feststellen. Wie bei den Ciliensäumen der Ussuri-Tiere handelt es sich um eine simultane Entstehung auf den in Frage kommenden Segmenten.

III. Obliterierung der schwarzen Binde des 3. Segmentes von caudal nach oral durch Eindringen roter Haare.

Diesen Modus finden wir bei zwei Formen verwirklicht bei *regeli rufocaudatus rufozonatus* und bei *mendax marussinus* (vgl. Abb. 11 und 15). Auch bei *separandus* könnten wir einen Fall auffinden, bei dem die schwarzen Haare durch rote ersetzt sind (vgl. Abb. 8). Doch handelt es sich hier um einen Einzelfall. Wenn wir von *mastrucatus* absehen, der in allen Varietäten eine rote Behaarung der caudalen Hälfte des 3. Segmentes aufweist, kennen wir nur noch bei *alpinus* einen Fall, der mit jenen oben genannten vergleichbar wäre. Bei *alpinus pretiosus* wird der mediane Teil des 3. Segmentes rot. Bei *alpinus diabolicus* ist das 3. Segment bereits ganz rot und das 2. mit zwei roten Flecken versehen. Bei *alpinus typicus* endlich ist nurmehr das 1. Abdominalsegment schwarz geblieben.

IV. Schwarzwerden der letzten Abdominalsegmente.

Bei *regeli rufocaudatus nigrocaudatus*, *oberti griseofasciatus* und *Psithyrus branickii* verläuft die Variationsrichtung gerade entgegengesetzt zu dem vorigen. Die roten Haare der letzten Abdominalsegmente werden durch schwarze verdrängt. So sehr die Endstufen dieses Prozesses übereinstimmen, so verschieden ist dennoch ihre Entstehung. Keine Art stimmt mit der anderen in dieser Hinsicht genau überein.

Bei den *regeli* des Pamirgebietes konnten wir ein streng segmentales Fortschreiten der schwarzen Haare von caudal nach oral feststellen (vgl. Abb. 9). Bei *oberti griseofasciatus* finden wir eine simultane Verdunklung der roten Haare. Zwischen den roten Caudalhaaren des *oberti typicus* und den schwarzen Haaren des *oberti griseofasciatus* sind alle Übergänge vorhanden. Bei *Psithyrus branickii* konnte ich bei den 71 Weibchen aus Narynj der Coll. O. Vogt folgende Feststellungen machen. Bei vier Exemplaren sind fast alle Haare des vorletzten Seg-

mentes rot (*rufocaudatus m.*). Auch auf den beiden vorhergehenden Segmenten sind lateral einzelne rote Haare vorhanden. 9 Exemplare zeigen nur noch lateral rote Haare in größerer Zahl. Die roten Haare der vorhergehenden Segmente sind noch mehr reduziert. 17 Exemplare zeigen noch weniger rote Haare lateral und 41 Exemplare sind schwarzafterig (*typicus*). Die roten Haare werden somit median beginnend durch schwarze Haare ersetzt und zwar halten sich die roten Haare am längsten auf dem vorletzten Segment.

Zu den aufgeführten Beispielen kommen alle jene Fälle hinzu, in denen die Arten stets schwarzafterig sind. Es sind dieses *melanurus*, *melanurus griseofasciatus* und *fedtschenkoi*.

Es ist sehr charakteristisch für die Hummelfauna Turkestans, daß die *Schwarzafterigkeit häufig verbunden ist mit dem Auftreten eines einfarbig braunen Thorax*, so daß die Tiere oberflächlich betrachtet einander zum Verwechseln ähnlich sehen. Es sind dieses namentlich *melanurus*, *fedtschenkoi*, *branickii* und wenn wir von der Schwarzafterigkeit absehen, auch *ferganicus*, die einander fast völlig gleich sind. Die eriophoroiden, fast ganz schwarzafterigen *regeli* seien auch an dieser Stelle erwähnt.

Den fasciären Typus schwarzafteriger Formen charakterisieren *oberti griseofasciatus* und *melanurus griseofasciatus*. Beide Arten sind zum Verwechseln ähnlich gefärbt und gezeichnet. Die Übereinstimmung geht hier so weit, daß selbst ein so guter Kenner der asiatischen *Bombi* wie Skorikov die Zugehörigkeit zu *verschiedenen Untergattungen* nicht erkannt hat.

Diese Fälle von Schwarzafterigkeit leiten über zur allgemeinen Verdunklung der Tiere, zum Melanismus.

V. Obliterieren bzw. Fehlen der Mesothorakalbinde.

Wie in der Färbung der hellen Binden, so finden wir auch in der Obliterierung der Mesothorakalbinde einen deutlichen Unterschied zwischen den Kaukasustieren und den Pamirtieren. Die beiden eriophoroiden Arten des Kaukasus sind, wenn wir von den Männchen absehen, *albo-eriophoroid* (*lapidarus eriophorus* und *silvarum convergens*). Auch jene Formen, bei welchen die Mesothorakalbinde sich gerade aufzulösen beginnt (*mastrucatus alpigenus decolor* und *lapidarius caucasicus atavus*) sind bereits albofasciär. Demgegenüber ist aus ganz Turkestan noch keine griseo- oder albo-eriophoroiden Form bekannt geworden, ebenso wenig wie wir flavo-eriophoroiden Weibchen aus dem Kaukasus kennen. In Turkestan eilt mithin die Auflösung der Mesothorakalbinden der Aufhellung des Thorax voraus. Im Kaukasus werden degegen erst die Pro- und Metathorakalbinden weiß. Dann erst obliteriert die Mesothorakalbinde. Turkestanische Arten, die im flavofasciären Stadium nicht eriophoroid werden, scheinen bei weiterer Aufhellung der Pro-

und Metathorakalbinde auch wenig Neigung zu haben, griseo-eriophoroid zu werden. Dieses zeigt sich deutlich bei *separandus*. Die flavofasciären *separandus* haben eine viel schmälere Mesothorakalbinde als die griseofasciären. Der albofasciäre *separandus incertoides* hat von allen Rassen dieser Art die breiteste Interalarbinde. Erwähnt sei auch, daß der intensiv gelbe *biroi rubfuscofasciatus* von allen *biroi*-Formen die schmalste Binde hat. Bei *typicus* und den griseofasciären Formen ist sie stets breiter.

VI. Der Melanismus bei turkestanischen Arten.

Diesen Fällen ist der Melanismus bei einer Anzahl Arten aus den turkestanischen Gebirgen diametral entgegengesetzt.

Beim Melanismus in Turkestan haben wir zwei Haupttypen zu unterscheiden: 1. Verdunklung der hellen Binden, ohne daß eine Verdrängung derselben durch schwarze Haare erfolgt (*regeli typicus*) und 2. Verdrängung der hellen Binden durch schwarze Haare (*silantjewi intermedius, taeniatus* und *collaris*; *regeli tenuifasciatus* und *ataeniatus*; *mendax defector*).

Regeli rufocaudatus und *branickii* zeigen, daß die Verdunklung des Abdomens ganz unabhängig von der Färbung des Thorax verlaufen kann, kennen wir doch bei *regeli* aus dem Pamir sogar Fälle, in welchen die Mesothorakalbinde obliteriert, das Abdomen dagegen melanistisch wird (*Abdominal-Melanismus*). Bei *silantjewi* sind jedoch Abdominal-Melanismus und *Thorakal-Melanismus* streng korreliert, wenngleich der erstere stets vorauseilt. Fälle von reinem Thorakal-Melanismus sind mir nur von *terrestris* und *lucorum* bekannt. Bei *cryptarum*, *sassaricus* und *sardous* verschwindet die Collare, während das Gelb des 2. Segmentes fast unverändert bleibt. Fälle von reinem *Thorakal-Leucismus* sind aus dem Kaukasus bekannt geworden (*silvarum convergens*, *lapidarius eriophorus* und *caucascicus*). In diesen Fällen wird der Thorax weiß, die ersten drei Abdominalsegmente bleiben dagegen schwarz.

Bei den melanistischen Bombi Turkestans scheint es sich in keinem Falle um Hochgebirgsarten zu handeln. *silantjewi* ist nur aus dem regenreicheren Alai, dem Boro-Choro-Gebirge und dem Siebenstromland (Narynj) bekannt. Im trockeneren Pamir fehlt er. Die *regeli* des Pamir haben stets viel hellere Binden als die Tiere aus dem Alai und Tientschan-Gebiet. Während wir aus dem letzteren Gebiet melanistische Formen bei den Weibchen kennen (*fuscocaudatus*), fehlen solche Tiere im Zentral-Pamir ganz. Die melanistischen *regeli* des Pamir-Gebietes beschränken sich auf die Arbeiter und Männchen aus den feuchteren und tiefer gelegenen westlichen Tälern. Desgleichen ist der melanistische *mendax defector* auf den Alai, das Boro-Choro-Gebirge und auf das Siebenstromland beschränkt. Die Pamir-Tiere haben viel hellere Binden (*mendax macarjini*). In diesem Zusammenhang sei auch erwähnt, daß die dunkelsten *biroi* (*biroi typicus*) im Alai und Alai-Tal fliegen. Die Tiere des Pamirs sind

durchweg heller gebändert, ausgenommen *biroi subfuscofasciatus*, der in den westlichen Tälern vorkommt.

Einen besonders charakteristischen Fall, der für unsere Darlegung spricht, veranschaulicht *Psithyrus campestris*. Die stark melanistischen Formen sind nur von Narynj (Siebenstromland) aus dem Vorgebirge bekannt. Die schwach gebänderten Varietäten kommen sowohl in Narynj als auch im Boro-Choro-Gebirge vor. Die am breitesten gebänderte Rasse ist nur aus dem Boro-Choro-Gebirge bekannt. Es zeigt sich somit, daß die melanistischen Tiere im Vorgebirge, die pallidofasciären im Gebirge vorkommen. Leider sind keine genaueren Fundortsangaben gemacht worden.

Es hat somit den Anschein, als ob die melanistischen Arten Turkestans auf die regenreicheren Mittel- und Vorgebirge beschränkt sind und im regenarmen Hochgebirge nur pallidofasciäre Arten fliegen. Zur Erhärtung dieser Feststellung wäre es notwendig, zu wissen, ob auch die pallidofasciären *sicheli*, *separandus*, *biroi* und *mendax* des Tientschan-Gebietes im trockeneren Hochgebirge fliegen, etwa oberhalb der Baum- und Strauchstufe.

VII. Über Homochromie und Heterochromie bei Weibchen und Arbeitern.

Einen weiteren Unterschied in der Färbung zwischen den Hochgebirgsarten Turkestans und jenen des Kaukasus finden wir bei dem Vergleich der Färbung der drei Geschlechter der Hummeln, der Weibchen, Arbeiter und Männchen. Bei allen albofasciären Arten des Kaukasus sind Weibchen und Arbeiter gleichgefärbt. Dasselbe gilt für die alboeriophoroiden Tiere. Im Pamir-Gebiet haben wir vier griseofasciäre Formen bei den Weibchen kennengelernt (*melanurus griseofasciatus*, *separandus*, *biroi* und *oberti griseofasciatus*). Bei diesen vier Arten sind die Arbeiter stets flavofasciär, also anders gefärbt als die Weibchen. Wir können diese Tatsache kurz als *intrasexuelle Heterochromie* bei Weibchen und Arbeitern bezeichnen. Die Weibchen und Arbeiter des Kaukasus sind somit *homochrom* (*intrasexuelle Homochromie*), die des Pamir- (und auch des Tientschan-)Gebietes *heterochrom*. Fälle von Heterochromie zwischen Weibchen und Arbeitern einerseits und Männchen andererseits sind als Geschlechtsdimorphismus, in diesem Falle sprechen wir besser von *intersexueller* (*Homo- und*) *Heterochromie* für viele Hummeln bekannt. Daneben gibt es aber im Kaukasus bei albofasciären Tieren auch Beispiele von Homochromie bei allen Geschlechtern. Ich erwähne hier den griseofasciären *simulatilis pancifasciatus* Skor., *silvarum daghestanicus* Skor. und *silvarum convergens* Skor. Die beiden ersteren fliegen im Transkaukasus, die letztere Form im Nord-Kaukasus. Im Gegensatz zu den heterochromen griseofasciären *melanurus*, *oberti*, *separandus* und *biroi*, sind die flavofasciären Formen der gleichen Arten in allen Geschlechtern

homochrom. Die Arbeiter und Männchen der griseofasciären als auch jene der flavofasciären sind stets von der gleichen flavofasciären Färbung.

In der Abb. 20 sind einige Beispiele für intrasexuelle und intersexuelle Homochromie und Heterochromie zur Darstellung gebracht. Einen besonders chrakteristischen Fall von intrasexueller Heterochromie

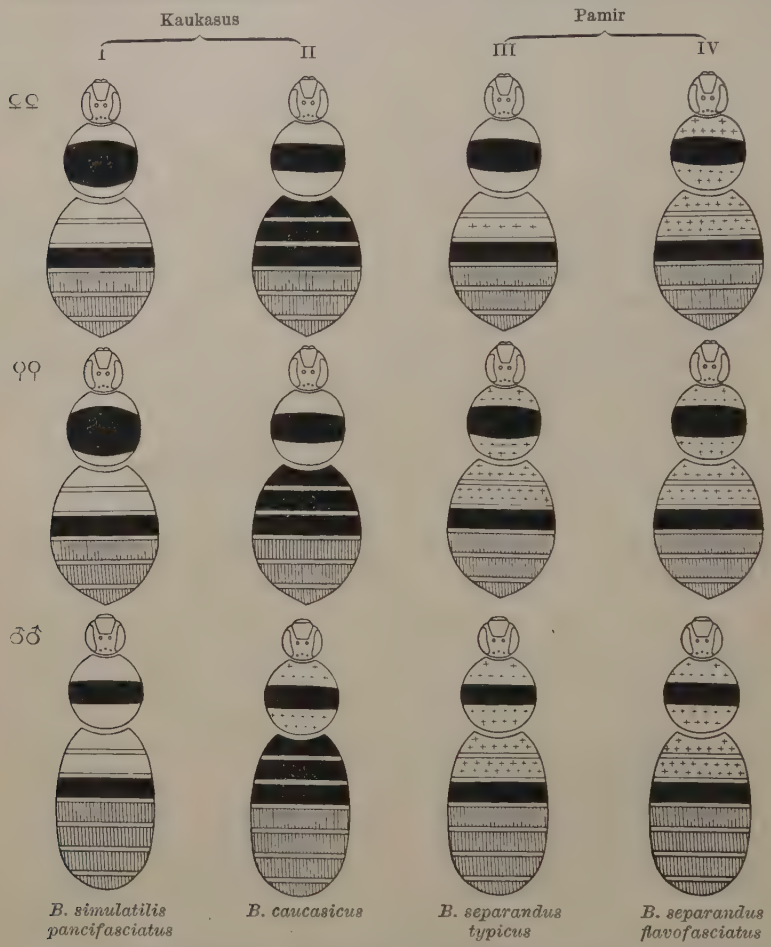


Abb. 20. Beispiele für intra- und intersexuelle Homochromie (I, IV), für intrasexuelle Homochromie + intersexuelle Heterochromie (II) und für intrasexuelle Heterochromie (III).

veranschaulicht uns *Bombus oberti* Mor. Die Weibchen kommen im Pamir in zwei Trachten vor: als *typicus* mit gelben Binden und rotem After und als *griseofasciatus* mit grauen Binden und schwarzem After. Alle Arbeiter sind dagegen gelb gebändert und rotafterig; graugebänderte und schwarzafterige Arbeiter fehlen. Ebenso wie die Arbeiter sind auch die Männchen gefärbt.

Auf einen weiteren Fall haben wir bereits oben hingewiesen. Die griseofasciären Weibchen von *separandus* im Zentral-Pamir zeigen weitaus stärkere Ciliensäume an den Abdominalsegmenten als die stets flavofasciären Arbeiter. In den westlichen Tälern dagegen kann die Aufhellung des 3. Abdominalsegmentes bei Arbeitern jedoch noch weiter fortschreiten als bei den Weibchen.

Die intersexuelle Heterochromie ist bei Hummeln weit verbreitet. Intrasexuelle Heterochromie zwischen Weibchen und Arbeitern ist dagegen fast ganz auf die zentral-asiatischen Gebirge beschränkt. Eine Ausnahme bilden gewisse Formen des *B. ruderatus*, insbesondere die Subspezies *argillaceus*. Die Weibchen von *argillaceus typicus* haben stets ein ganz schwarzes Abdomen. Bei den „kleinen Weibchen" und „großen Arbeitern" (*taeniatus* O. Vogt) wird das erste Abdominalsegment gelb; bei einem Teil der „großen Arbeiter" und Arbeiter werden zudem noch die beiden letzten Abdominalsegmente weiß (*analis* Friese und *propecongruens* O. Vogt). *Ruderatus corsicus* Schulth. aus Corsica und *ruderatus sardiniensis* Tourn. aus Sardinien zeigen nur sehr geringe Grade von intrasexueller Heterochromie (vgl. O. Vogt I, S. 31).

Die angeführten Fälle von Heterochromie zwischen Weibchen und Arbeitern sind ein klarer Beweis für das phylogenetische Fortgeschrittensein der Weibchen bei den Hummeln. Die oben angeführten zentralasiatischen Tiere zeigen, daß erst in zweiter Linie die Färbung der Weibchen sich den Arbeitern mitteilt. Als nächste Stufe finden wir dann die Homochromie aller Geschlechter. Es zeigt sich somit, daß der Pamir auch für die intrasexuelle Heterochromie ein Zentrum regionaler Konvergenz darstellt. Gleichzeitig hat es den Anschein, als ob diese Erscheinung in irgendeinem Zusammenhang mit dem griseofasciären Färbungscharakter steht.

Das gleichzeitige Vorkommen flavofasciärer Weibchen deutet offenbar darauf hin, daß die Entstehung der griseofasciären Färbung hier noch jüngeren Datums ist. Ob wir daraus auf eine erst in letzter Zeit erfolgte Einwanderung dieser Arten in das Pamir-Gebiet schließen können, erscheint so lange zweifelhaft, als wir nicht die Gründe für die Entstehung der griseofasciären Färbung kennen. Kann aber festgestellt werden, daß Umweltfaktoren für ihre Entstehung verantwortlich sind, so gewinnt diese Anschauung an Wahrscheinlichkeit. Auf jeden Fall konnte hier gezeigt werden, daß *die Arbeiter im Gegensatz zu den Weibchen die konservativere Form darstellen.*

Für die Männchen konnte O. Vogt entsprechendes zeigen. Sie sind noch konservativer als die Arbeiter.

Bei dieser Gelegenheit sei auch darauf aufmerksam gemacht, daß die Männchen der Arten einer Untergattung, bei großer Divergenz der Färbung der dazu gehörenden Weibchen, häufig sehr einheitlich und wenig

voneinander abweichend gefärbt sind (*Mastrucatobombus*, *Pomobombus*, *Subterraneobombus*, *Hortobombus*). Auch daraus kann man den Schluß ziehen, daß die Männchen die phylogenetisch ältere Tracht aufweisen, oder mit anderen Worten, daß die Weibchen das progressivere Element sind.

Über die Ursachen der Progressivität der Weibchen vermögen wir bisher nichts auszusagen. Im allgemeinen hat sich gezeigt, daß die Männchen das stärker progressive Geschlecht sind (männliche Präponderanz, Th. Eimer).

6. Schlußbemerkungen.

Mit den oben angeführten Beispielen haben wir zeigen können, daß die Hummelfauna des Pamir innerhalb der pallidofasciären Zone Eurasiens einen ganz besonderen Charakter aufweist. Wie diese Eigentümlichkeiten der ganzen Hummelfauna und die Konvergenzen innerhalb derselben entstanden sind, bleibt vorerst unbekannt. Die experimentelle Durchforschung der hier dargestellten Tatsachen allein kann Klarheit bringen. Es sei deshalb darauf verzichtet, mit mehr oder weniger wahrscheinlichen Erläuterungen eine Lösung für die Entstehung von Konvergenzen geben zu wollen. Daß diese Erscheinungen mit Evidenz auf außerhalb der Organismen liegende Faktoren hinweisen ist nicht zu bestreiten. Welcher Art diese Faktoren sind, wissen wir jedoch nicht.

7. Zusammenfassung.

Ökologie, Verbreitung, Systematik und Variabilität der Hummeln des Pamir wurden unter Berücksichtigung fast aller aus Turkestan bekannt gewordenen Arten dargestellt.

I. *Ökologie*: Die dem Pessimum stark genäherten Lebensbedingungen (niedriges Sommermittel, dürftige Vegetation, Nachtfröste, Trockenheit) bedingen eine große Individuenarmut. Die Lebensdauer der Hummelstaaten ist sehr kurz (Ende Juni bis Mitte August). Die Folge davon ist eine geringe Zahl von Arbeitern. Schmarotzerhummeln fehlen auf den Pamiren. Dieses alles erinnert an arktische Verhältnisse.

II. *Verbreitung*: Die horizontale und vertikale Verbreitung einer Anzahl Arten konnte festgelegt werden.

III. *Systematik*: Eine Anzahl Formen wurden als neu beschrieben. Für einige Arten wurden neue Unterscheidungsmerkmale gefunden. Diese konnten vielfach zur Bildung von Gruppen untereinander nahe verwandter Arten innerhalb der betreffenden Untergattungen verwandt werden.

IV. *Variabilität*: Trotz der Artenarmut ist die Mannigfaltigkeit der Formen im Pamir-Gebiet sehr groß. Es konnten sechs verschiedene Richtungen der Variabilität festgestellt werden, die bei einer Anzahl

Arten gleichsinnig wirken und somit die Ursache für zahlreiche Fälle von Konvergenz bilden.

1. Aufhellung der hellen Binden auf Thorax und Abdomen:

Es wurde gezeigt, daß bei vielen Hummeln des eurasiatischen Gebirgsgürtels vom Kaukasus bis nach Kamtschatka albo- oder griseofasciäre Formen vorkommen. Im Gegensatz zu den albofasciären Kaukasus-Tieren finden wir im Pamir nur griseofasciäre Formen. Die Aufhellung schreitet am Thorax beginnend stets caudalwärts fort. Das 2. Segment setzt der Aufhellung den größten Widerstand entgegen und bleibt bei fast allen griseofasciären Formen gelblich.

2. Bildung von hellen Säumen an den Caudalrändern des 3.—5. *Abdominalsegmentes*:

Es konnte gezeigt werden, daß bei griseofasciären Tieren eine viel größere Tendenz zur Bildung heller Cilien besteht als bei flavofasciären Tieren. Diese Tendenz ist im Tientschan-Gebiet schwach, im Pamir stärker, in der Buchara am stärksten entwickelt. Im extremsten Falle kommt es zum Verschwinden der schwarzen Binde des 3. Segmentes.

3. Verdrängung der schwarzen Binde des 3. Segmentes durch das Rot des Abdominalendes.

4. Schwarzwerden des weiß- oder rotgefärbten Abdominalendes durch Verbreiterung der 3. Abdominalbinde caudalwärts.

5. Obliterierung der Mesothorakalbinde:

Im Gegensatz zu den albo-eriophoroiden Arten des Kaukasus sind alle Formen ohne Mesothorakalbinde im Pamir flavo-eriophoroid. Es konnte in einem Falle gezeigt werden, daß flavofasciäre Formen eine schmale Mesothorakalbinde aufweisen. Bei griseofasciären ist sie breiter, am breitesten bei einer albofasciären Form. Danach verschwindet bei den Pamir-Tieren die Mesothorakalbinde bereits bevor eine Aufhellung des Thorax stattgefunden hat. Andere Arten lassen eine gleiche Auslegung zu. Im Kaukasus erfolgt dagegen erst die Aufhellung und dann erst die Obliterierung der Binden.

6. Auftreten von melanistischen Formen:

Es wurde versucht zu zeigen, daß die melanistischen Formen Bewohner regenreicherer Mittelgebirge sind. Im Hochgebirge (Pamir) kommen nur pallidofasciäre Formen vor. Die Analyse der phaenotypischen Entstehung von Melanismus ergab, daß Thorax und Abdomen unabhängig voneinander melanistisch werden können (Thorakal- und Abdominal-Melanismus).

7. Die intrasexuelle Heterochromie der Pamir-Hummeln:

Im Gegensatz zu der bisher fast ausnahmslos nachgewiesenen gleichen Färbung zwischen Weibchen und Arbeitern (*intrasexuelle Homochromie*) sind diese beiden Formen im Pamir häufig verschieden gefärbt (*intrasexuelle Heterochromie*). In diesem Falle behält der Arbeiter die phylo-

genetisch ältere Färbung. Die gleiche bzw. verschiedene Färbung zwischen Weibchen und Arbeitern einerseits und Männchen anderseits wurde als *intersexuelle Homo- bzw. Heterochromie* bezeichnet. Es wurde gezeigt, daß die intrasexuelle Heterochromie auf eine größere Progressivität der Weibchen gegenüber den Arbeitern hinweist. Die Ähnlichkeit der Männchen verschiedener Arten innerhalb bestimmter Untergattungen bei weitgehender Diverganz der Weibchen deutet auf eine stärkere Progressivität der Weibchen gegenüber den Männchen hin. Der Neuerwerb einer Färbung vollzieht sich somit in folgender Aufeinanderfolge der Geschlechter: Weibchen — Arbeiter — Männchen.

Die intrasexuelle Heterochromie ist für die griseofasciären Formen Turkestans sehr charakteristisch und fast ganz auf dieses Gebiet beschränkt. Bei den albofasciären Arten des Kaukasus fehlt sie. Hier konnten nur Fälle von intersexueller Heterochromie namhaft gemacht werden. Daneben gibt es aber auch Beispiele für Homochromie aller Geschlechter.

Alle angeführten Fälle von Konvergenz weisen auf eine Entstehung unter dem Einfluß äußerer Faktoren hin. Welcher Art diese Faktoren sind, ist unbekannt.

Nachträge.

1. Unter den *Bombus melanurus ciliatus*-Männchen wurde letztlich noch ein Exemplar gefunden, bei welchem am caudalen Rand des 3. Abdominalsegments zahlreiche gelbe Haare stehen. Die folgenden Segmente sind ganz schwarz. Ich nenne diese Form *melanurus postzonatus*. Damit gliedert sich auch *melanurus* gut in den im Pamir herrschenden Zeichnungstypus ein, wenngleich die Tendenz zur Bildung von *postzonatus*-Formen sehr schwach ist.

2. Herrn Professor Bischoff-Berlin verdanke ich die Mitteilung, daß bei dem brasilianischen *Bombus schneideri* Friese gleichfalls ein Fall von intrasexueller Heterochromie vorliegt. Die rotbraunen Haare der Thoraxscheibe und des Abdomens der Weibchen werden beim Arbeiter durch schwarze Haare ersetzt.

Farbenerklärung.

Die Wiedergabe der Färbung erfolgte bei den Abbildungen in folgender Weise: Schwarz durch schwarze Flächen und Punkte; Gelb durch Kreuze; Rosa = unterbrochen schraffiert; Rot = schraffiert; Braun durch Kreise.

Literaturverzeichnis.

1. **Fedtschenko, B. A.** (1902): Vegetation der Pamire, von Schugnan und Alai. Trudy imp. St. Petersburg Obst. — 2. **Fedtschenko, O.** (1903): Flore du Pamir. Acta horti Petropolit. **21** (1903); Suppl. I: **24** (1904); II: **24** (1905); III: **28** (1907); IV: **28** (1909). — 3. **v. Ficker, H.** (1919): Untersuchungen über die meteorologischen Verhältnisse der Pamirgebiete. Akad. Sitzgsber Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. **97**. — 4. **Friese, H.** (1902): Die arktischen Hymenopteren mit Ausschluß der Tenthrediniden. Fauna Arctica **2**, 3. — 5. (1904): Neue oder wenig bekannte Hummeln des russischen Reiches. L'Ann. Mus. Zool. Acad. imp.

Sci. St. Petersbourg **9**. — 6. (1908): Über die Bienen (Apiden) der russischen Polar-Expedition 1900—1903. Mem. Acad. imp. Sci. St. Petersbourg **18**, 3. — 7. (1912): Über einige neue Apiden. Arch. Naturgesch. (A) **12**. — 8. **Friese, H.** und **v. Wagner, F.** (1904): Über die Hummeln als Zeugen natürlicher Formenbildung. Zool. Jb., Suppl. **7**. — 9. (1909): Zoologische Studien an Hummeln. I. Die Hummeln der deutschen Fauna. Ebenda **29**, 1. — 10. (1912): Zoologische Studien an Hummeln. II. Die Hummeln der Arktis des Hochgebirges und der Steppe. Ebenda, Suppl. V, **1**. — 11. (1914): Zoologische Studien an Hummeln. II a. Berichtigungen und Ergänzungen zu I und II. Ebenda, Abt. System. **37**. — 12. **Hesse, R.** (1924): Tiergeographie auf ökologischer Grundlage. Jena. — 13. **Krüger, E.** (1920): Beiträge zur Systematik und Morphologie der mitteleuropäischen Hummeln. Zool.Jb., Abt. System. **42**. — 14. (1924): Analytische Studien zur Morphologie der Hummeln. Nr. 1: Die Indices des Kopfes der Hummelweibchen. Ebenda **48**. — 15. (1928): Über die Farbenvariationen der Hummelart *Bombus agrorum* Fabr. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **11**, H. 3/4. — 16. **Lie-Pettersen, O. J.** (1906): Neue Beiträge zur Biologie der norwegischen Hummeln. Bergens Museum Aarbog, Nr 9. — 17. **Morawitz, F.** (1875): Mellifera. In: Fedtschenko, Reise in Turkestan; Hymenopteren II. Moskau 1875. — 18. (1880): Ein Beitrag zur Bienenfauna Mittel-Asiens. Bull. Acad. imp. Sci. St. Pétersbourg **26**. — 19. (1881): Die russischen *Bombus*-Arten in der Sammlung der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. Mélanges biologiques **11**. — 20. (1883): Neue russische asiatische *Bombus*-Arten. Horae Soc. Entom. Ross. **17**. — 21. (1886): Insecta in itinere Cl. N. Przewalskii in Asia centrali novissime lecta. Trudy Russ. Entom. Obsch. **20**. — 22. (1892): Hymenoptera Aculeata Rossica Nova. Ebenda **26**. — 23. **Olufsen, O.** (1903): Meterological Observations from Pamir, 1898/99. The second Danish-Pamir-Expedition, Copenh. — 24. **Paulsen, O.** (1920): Studies in the vegetation of Pamir. Ebenda. — 25. **Radoszkovski, O.** (1859): Sur quelques Hymenoptères nouveaux ou peu connus de la collection du Musée de l'Académie des Sciences de St. Pétersbourg. Bull. Soc. nat. Moscau **32**. — 26. (1884): Révision des Armures copulatrices des Males du Genre *Bombus*. Ebenda. — 27. **Reinig, W. F.** (1929): Die zoologischen Arbeiten der deutsch-russischen Alai-Pamir-Expedition. Dtsch. Forschg, H. 10. — 28. (1929): Versuch einer zoo-geographischen Gliederung des Pamir-Gebietes. — 29. **Skorikov, A. S.** (1907): Neue Hummelformen (vorläufige Diagnosen). Rev. Russe d'Entom. **1907**, 2—3. — 30. (1907): Neue Hummelformen. Ebenda **1908**, 3—4. — 31. (1909): Neue Hummelarten (russ.). Ebenda **1909**, Nr 4. — 32. (1909): *Bombus mendax* und seine Varietäten (russ.). Ebenda **1909**, Nr 3. — 33. (1910): Revision der in der Sammlung des weiland Prof. E. A. Eversmann befindlichen Hummeln. Trudy russ. Entom. Obsch. **39**. — 34. (1912): Neue Hummelformen. Rev. Russe d'Entom. **12**, 3. — 35. (1922): Les bourdons de la faune paléarktique, Partie I (russ.). Bull. Stat. Reg. Protect. des Plantes Petrograd **4**, 1. — 36. **Sparre-Schneider, I.** (1909): Hymenoptera *Aculeata* im arktischen Norwegen. Tromsö Museums Aarschefter **29**. — 37. **Vogt, O.** (1909, 1911): Studien über das Artproblem. I. und II. Teil. Sitzgsber. naturforsch. Freunde Berl. — 38. Bombi. — 39. (1927): Psychiatrisch wichtige Tatsachen der zoologisch-botanischen Systematik. Z. Neur. **101**. — 40. **Zimmermann, R.** und **Molskanov, L.** (1926): Klimaticeskoe raionirovanje Srednej Asii. Material po raionirov. Sredn. Asii, Nr 3. Taschkent.

ÜBER DAS HÖHEN-BREITENVERHÄLTNIS DER SCHNECKENSCHALEN, NEBST EINIGEN VARIATIONSSTATISTISCHEN ANGABEN ÜBER CEPAEA UND ZEBRINA.

Von

EDUARD DEGNER
(Hamburg).

Mit 1 Textabbildung.

(Eingegangen am 27. August 1928.)

Dem Höhen-Breitenverhältnis der Schneckenschalen ist seit einiger Zeit besondere Aufmerksamkeit gewidmet worden. Da derartige Angaben sich ungemein verstreut in Arbeiten systematischen, geographischen und ökologischen Inhaltes finden, ist eine vollständige Kenntnis wohl ein Ding der Unmöglichkeit; deshalb ist eine Beschränkung auf einige Stichproben geboten. Zuerst wies meines Wissens G. SCHMID[1] bei *Alinda biplicata* auf die Tatsache hin, daß Gehäuselänge und Gehäuseform in steter Abhängigkeit voneinander stehen, dergestalt, daß die Schalen mit zunehmender Höhe schlanker werden. Das gleiche konnte LAIS[2] an *Zebrina detrita* feststellen mit besonderer Betonung des Umstandes, daß der Wert Höhe-Breite für die einzelnen Höhenklassen von Fundort zu Fundort veränderlich ist. Für *Siciliaria gibbula* und *Leucostigma leucostigma* var. *opalina* konnte ich dann[3] den Aufbau der Bevölkerung aus langen schlanken und kurzen plumpen Formen nachweisen. F. UHL[4] fand Ähnliches bei *Valvata antiqua* und *V. piscinalis*, und schließlich hat ganz neuerdings V. FRANZ[5] bei sämtlichen untersuchten Paludinen dieselbe Gesetzmäßigkeit erkennen können.

Er zuerst gibt der Vermutung Ausdruck (a. a. O. S. 49), daß bei vielen „kegelförmigen" Schneckenarten den größten Stücken die größere Schlankheit zukommen werde und zwar aus gleichen Gründen wie bei

[1] SCHMID, G.: Zur Variabilität der *Clausilia* (*Alinda*) *biplicata* MONT. Nachr.bl. dtsch. Malak. Ges. **51**, 24 (1919).

[2] LAIS, R.: Dr. HANS KAUFFMANNS hinterlassene Schneckensammlung. Ber. naturforsch. Ges. Freiburg i. Br. **41**, 1 (1925).

[3] DEGNER, E.: Zur Molluskenfauna Unteritaliens. Mitt. zool. Staatsinst. Hamb. **23**, 39 (1927).

[4] UHL, F.: Die *Valvata*-Formen des Weißensees bei Füssen. Arch. Molluskenkde **58**, 259 (1926).

[5] FRANZ, V.: Paludinenstudien zur Frage der rezenten *Paludina diluviana*. Bibliotheca genetica **11** (1928).

den Paludinen. (Diese Gründe sind: erstens „Altersschlankheit", da mit zunehmendem Wachstum das Gehäuse von der Kegelform mehr und mehr zur Tonnenform abweicht; zweitens: individuelle Bedingtheiten, teils geno-, teils phänotypischer Art).

Aber nicht nur bei kegelförmigen Schalen, auch bei kugeligen begegnen wir der gleichen Erscheinung. Im Verlauf der Bearbeitung eigner *Opica*-Aufsammlungen aus Süditalien war ich auf die Wichtigkeit des Höhen-Breitenverhältnisses (ausgedrückt als Wölbungsgrad $W = \frac{100 \cdot H}{B}$, also Höhe in Prozent der Breite) und seine Verschiebungen in den einzelnen Größenklassen aufmerksam geworden und hatte, um über die Reichweite dieser Eigentümlichkeit unterrichtet zu werden, auch Messungen an anderen Arten angestellt und zwar nur an völlig ausgebildeten Schalen: überall zeigte sich, trotz zahlreicher Abweichungen im einzelnen, bei größerer Stückzahl die Abnahme von W mit wachsender Breite; das heißt: je größer die Schale ist, um so flacher, je kleiner, um so gewölbter ist sie. Es mögen zur Erläuterung des Gesagten einige Beispiele dieser Messungen folgen. Die Schalen stammen, wenigstens soweit europäische Arten in Betracht kommen, größtenteils aus eignen Aufsammlungen und zwar stets von ganz beschränktem Fundort (was auch für die von fremder Hand gesammelten Arten unserer Sammlung gilt, wie aus den mir bekannten Fundumständen hervorgeht). Es sollte auf diese Weise eine gewisse Einheitlichkeit der Formen gewährleistet sein, wie sie eben aus gleichen Umweltsbedingungen zu erwarten sein muß.

Tabelle 1. Wölbungsziffern für einige Arten, berechnet für die einzelnen Breitenmillimeter: 16 = 16,0 — 16,9; 17 = 17,0 — 17,9 usw.
Die gemessene Stückzahl steht in ( ) unter dem Fundort.

	Cepaea nemoralis					*C. hortensis*				*C. vindobonensis*
Breite (mm)	Eutin (53)	Hamburg (160)	Lippstadt (119)	Freudenberg a. M. (49)	Kalmuth a. M. (13)	Leipzig (36)	Quedlinburg (54)	Freudenberg a. M. (34)	Kalmuth a. M. (49)	Meißen (26)
16										
17						73,8	75,8			
18			76,5			72,8	75,6	72,3		
19	74,7	76,0	74,6			70,8	74,9		70,9	
20	72,4	75,8	73,0			71,3		70,5	69,0	84,1
21	72,0	73,3	72,3	74,2				68,8	67,6	83,8
22		71,9	71,4	72,4	73,5					80,4
23	69,8	67,8	71,7	71,6					67,3	
24				70,7	70,7					
25		68,9		70,2						
26										

Tabelle 1 (Fortsetzung).

Breite (mm)	*Opica consigliana*		*O. sirinensis*	*O. sp.*	*Cryptomphalus aspersus*	
	Sala Consilina		Lagonegro	Montesano	Mexiko	Breite (mm)
	a (92)	b (43)	(73)	(120)	(39)	
15		57,9				
16					91,5	23/24
17	59,7	56,8		63,4	91,9	25
18	56,5		59,1	63,4	88,6	26
19	55,2	55,9	56,4	60,6	88,6	27/28
20	54,6		56,6	59,8	85,4	29/32
21			54,7	58,6		
22			53,2	59,5		

Diese Aufstellung zeigt für alle Arten bzw. bei derselben Art für die verschiedenen Fundorte ein Absinken des Wertes für W mit zunehmender Schalenbreite. Nur in den obersten Größenklassen sind Unregelmäßigkeiten festzustellen, bedingt vermutlich durch die nur schwache Besetzung dieser Klassen. Bei schmaler Zahlengrundlage verwischen sich naturgemäß die Unterschiede; immerhin läßt sich auch hier durch Zusammenfassung mehrerer Klassen die gleiche Erscheinung deutlich machen (siehe *C. nemoralis* vom Kalmuth, *Cryptomphalus aspersus* aus Mexiko).

Ferner geht aus der Tabelle 1 hervor, daß bei Proben derselben Art von verschiedenen Fundorten die den einzelnen Größenklassen zugeordneten Wölbungsziffern keineswegs die gleichen sind. Das heißt also, daß z. B. nicht etwa der Gesamtheit der 21 mm-*nemoralis*-Schalen von allen möglichen Fundorten ein bestimmter Wölbungsgrad entspricht, der größer ist als jener der 22 mm- und kleiner als der für 20 mm-Schalen, sondern es gilt das nur für die Bestände engbegrenzter einheitlicher Fundorte. Je nach dem Aufbau der Bevölkerung eines Fundortes kann eine 22 mm-Schale groß sein, mittelgroß oder klein; demgemäß erscheint sie als Glied einer örtlichen Ausprägung als flach-, mittel- oder hochgewölbt. Die Wölbungsgrade der einzelnen Größenklassen sind also nur im Rahmen der jeweiligen Bestände zu beurteilen, nicht etwa in bezug auf die ideelle Art als Gesamtheit aller örtlichen Sonderausprägungen. Immerhin läßt die Vereinigung der hier auswahlsweise besprochenen Fundorte von *C. nemoralis* zu einem Gesamtbestande die in Rede stehende Gesetzmäßigkeit noch erkennen. Wir erhalten dann (in Tabelle 2) nach Größenklassen geordnet die Summen der Wölbungsziffern, die durch die Stückzahl der jeweiligen Klasse zu teilen sind, um den mittleren Wölbungsgrad für die betreffende Größenklasse zu ergeben. Auch für die Gesamtheit der fünf hier behandelten Fundorte sinken die Werte für W stetig ab, obwohl die einzelnen Bestände eine sehr unterschiedliche Verteilung auf die einzelnen Größenklassen zeigen. Wenn für jede

Größenklasse eine annähernd feste Wölbungsziffer bestände, müßten Bestände mit größerer mittlerer Breite einen niedrigeren Wert für *W* aufweisen als Bestände mit geringerer mittlerer Breite: ein Blick auf Tabelle 6 zeigt, daß das keineswegs der Fall ist: wir finden dort für *C. nemoralis* die höchsten Werte für *W* gleicherweise mit der kleinsten wie mit der größten Durchschnittsbreite verbunden. Es gibt eben nicht nur große und kleine Standortsformen, sondern auch flach- und starkgewölbte, und letztere beide können sowohl bei den großen wie bei den kleinen auftreten. Für alle Bestände aber gilt das anfangs Gesagte von dem Absinken der Wölbungsziffern mit zunehmender Schalenbreite.

Tabelle 2. Mittel von *W* für die einzelnen Größenklassen, berechnet für *C. nemoralis* von 5 Fundorten (404 Stück). (Die Stückzahl in Klammern.)

Breite (mm)	Fundort					Mittelwert für *W*
	Eutin	Hamburg	Lippstadt	Freudenberg a. M.	Kalmuth a. M.	
18			153,0 (2)			76,5 (2)
19	1194,0 (16)	228,0 (3)	745,0 (10)			74,8 (29)
20	1664,0 (23)	758,0 (10)	2042,5 (28)			73,2 (61)
21	1511,0 (21)	2931,5 (40)	2962,0 (41)	521,0 (7)		72,7 (109)
22	141,5 (2)	3594,5 (50)	2141,5 (30)	1087,0 (15)	72,0 (1)	71,6 (98)
23		2710,5 (40)	437,5 (6)	1001,5 (14)	441,0 (6)	69,6 (66)
24		896,0 (13)	136,0 (2)	706,5 (10)	352,0 (5)	69,0 (30)
25	68,0 (1)	206,5 (3)		212,0 (3)	72,0 (1)	69,7 (8)
26		68,5 (1)				68,5 (1)

Was die Zahlen in Tabelle 1 für die *C. nemoralis*-Auswahl etwas vermissen lassen: deutliche Wölbungsunterschiede in den einzelnen Größenklassen für die verschiedenen Bestände, zeigen die für *C. hortensis* sehr gut: Quedlinburg zeichnet sich in allen Größen, von 16—20 mm, durch auffallend kugelige Schalen aus, die dem Bestande also durchweg eigentümlich sind. Die 18 mm-Stücke besitzen einen Wölbungsgrad von 75,6, der den der gleich großen Stücke der anderen Fundorte um rund drei Punkte übertrifft; für die 19—20 mm-Schalen beträgt der Unterschied im Mittel sogar fast 6 Punkte. Auf die genauere Behandlung dieser Verschiedenheiten soll im zweiten Teil dieser Mitteilung eingegangen werden.

Da die hochgewölbte Quedlinburger Form im ganzen noch *besonders* klein ist, bewirken bei einer Zusammenfassung der vier örtlichen Bestände zu einem Ganzen ihre Wölbungsziffern eine Erhöhung der Durchschnittswerte der kleineren Durchmesser, so daß die sich wie bei *C. nemoralis* ergebende *W*-Reihe ein fast vollkommen gleichmäßiges Absinken zeigt (Tabelle 2 a).

Tabelle 2a. Dasselbe für *C. hortensis* von 4 Fundorten (173 Stück).

Breite (mm)	Fundort				Mittelwert für *W*
	Quedlinburg	Leipzig	Kalmuth a. M.	Freudenberg a. M.	
16	76,0 (1)				76,0 (1)
17	910,0(12)	664,5 (9)			75,0(21)
18	2193,5(29)	874,5(12)		73,5 (1)	75,2(42)
19	749,5(10)	849,5(12)	354,5 (5)	649,5 (9)	72,2(36)
20	157,0 (2)	214,0 (3)	1171,0(17)	1057,0(15)	70,3(37)
21			1081,0(16)	355,0 (5)	68,4(21)
22			411,0 (6)	262,5 (4)	67,4(10)
23			263,5 (4)		65,9 (4)
24			65,5 (1)		65,5 (1)

Wenden wir uns noch einmal den Schalen zu, deren Hauptmaß die *Höhe* ist, wenn irgendwelche Formausprägungen auf die „Größe" bezogen werden, so müssen wir in diesem Fall sagen: je größer, desto schlanker. Wenn wir, wie bei den kugeligen Schalen, die Höhe in Prozenten der Breite ausdrücken, erhalten wir in den einzelnen Größenstufen (auch hier von Millimeter zu Millimeter gerechnet) *zunehmende* Werte für die der Gleichmäßigkeit wegen auch in diesem Fall *W* genannte Beziehung.

Bei dem gewaltigen Unterschied von *H* und *B* prägen sich geringe Verschiebungen in einem dieser Maße in *W* viel stärker aus als es bei den kugeligen Formen der Fall ist, und schon der bloße Augenschein zeigt plumpe und schlanke Stücke. So ist es wohl kein Zufall, daß die in Rede stehende Erscheinung zuerst an derartig gebauten Gehäusen beobachtet wurde, an Clausilien (Schmid, Degner) und *Zebrina detrita* (Lais). Trotz der sehr genauen Darstellung, die letztere Art bei Lais gefunden hat, seien die mir davon zur Verfügung stehenden Proben zur Vervollständigung des Bildes mit herangezogen.

Tabelle 3. *W* für *Zebrina detrita*, berechnet für die einzelnen Höhenmillimeter.

Höhe (mm)	Oberstein a. N. (67)	Kösen (97)	Bozen (92)	Kalmuth a. M. (156)
15				
16	196,2	190,3		
17	203,0	196,8		
18	206,7	203,3	202,5	203,3
19	213,8	209,9	213,1	208,7
20	212,0	210,3	215,5	219,2
21		217,7	215,5	217,0
22			222,5	224,3
23			222,0	225,2
24				
25				229,2

Innerhalb eines jeden Bestandes sehen wir hier ein fast stetiges Ansteigen — die Ausnahmen (Kalmuth 20 und 21 mm) liegen fast innerhalb des mittleren Fehlers, so daß sie bei der Überzahl der zutreffenden Fälle wohl keine Bedeutung beanspruchen können. Fassen wir, wie bei den Cepaeen, die vier Bestände zu einer Gesamtheit zusammen, so ergibt sich in Tabelle 4 ein klares Bild für das Ansteigen von *W* mit wachsender Höhe:

Tabelle 4. Mittel von *W* für die einzelnen Größenklassen, berechnet für *Z. detrita* von 4 Fundorten (412 Stück).

Höhe (mm)	Oberstein	Kösen	Bozen	Kalmuth	Mittelwert für *W*
15	183 (1)				183,0 (1)
16	1965 (10)	571 (3)			195,1 (13)
17	4871 (24)	3346 (17)			200,4 (41)
18	3909 (19)	6301 (31)	1620 (8)	610 (3)	203,9 (61)
19	2138 (10)	5668 (27)	2983 (14)	3548 (17)	210,8 (68)
20	210 (1)	3365 (16)	6251 (29)	8111 (37)	216,1 (83)
21	426 (2)	653 (3)	5601 (26)	12595 (58)	216,6 (89)
22			2892 (13)	6281 (28)	223,7 (41)
23			444 (2)	2027 (9)	224,6 (11)
24				230 (1)	230,0 (1)
25				667 (3)	222,3 (3)

Wir finden die gleiche Abhängigkeit der Form von der Größe wie bei den Cepaeen und zwar innerhalb eines jeden Bestandes sowohl (3) wie bei Zusammenfassung der vier Bestände zu einer Gesamtheit (4). Ferner ist auch hier zu erkennen, daß die den Höhenmillimetern der einzelnen Fundorte zugeordneten Wölbungswerte durchaus nicht die gleichen sind: so zeichnen sich die Stücke von Oberstein in den geringeren Längen durch größere Schlankheit, in den größeren durch stärkere Plumpheit aus — Feststellungen, die auch bereits Lais an seinen Stücken gemacht hat.

Wenn wir nun noch als weitere Vertreter mit lang ausgezogenen Schalen die *Clausilien* betrachten, so finden wir durchgängig die gleiche Regel bestätigt. Zuerst hat, wie erwähnt, G. Schmidt bei *Alinda biplicata* auf das Vorkommen bauchiger und schlanker Stücke aufmerksam gemacht, von denen die ersteren besonders bei kurzen, die letzteren bei langen Gehäusen auftreten. Das gleiche konnte ich dann für *Siciliaria gibbula* und *Leucostigma leucostigma* var. *opalina* nachweisen und schließlich gibt die kürzlich erschienene Soóssche Arbeit[1] beinahe Seite für Seite Zeugnis für die Allgemeinheit dieser Erscheinung, wenn man aus den von ihm angeführten Höhen- und Breitenmaßen *W* berechnet.

[1] Soós, L.: Az *Alopia*-Nem. The Genus *Alopia*: Ann. Mus. Nat. Hungar. **25**, 261 (1928).

Beliebig herausgegriffen sind folgende Beispiele:

	Höhe	Breite	W		Höhe	Breite	W
Alopia glauca	13,7	3,8	361	*Alopia plumbea*	17,5	4,7	372
S. 385	15,8	4	395	S. 404	18	4,5	400
	16,5	4	412		19,4	6	324
					22,6	5,6	404
var. *latens*	14	4,3	326		23,6	5,2	422
	15,7	4,3	365				
	17,4	4,5	387	*A. bielzi*	14	3,7	378
	18,7	4,6	406	S. 425	15	3,7	406
A. lactea	12	4,2	286		16,4	4,4	373
S. 388	12,3	4	307		17,3	4,2	412
	13,5	4	338		18	4,2	429
	16,2	4,5	360		18,8	4,5	418

In Anbetracht der Tatsache, daß es sich hierbei nur um Einzelstücke handelt, ist die Gesetzmäßigkeit der Zunahme geradezu verblüffend; außerdem sind die Beträge ganz außerordentlich groß.

Zum Schluß noch zwei Vertreter der *Bulimuliden:*

Tabelle 5. Werte für die einzelnen Höhenmillimeter.

Höhe (mm)	*Odontostomus*	
	daedalus (58)	*patagonicus* (30)
18		196,7
19	180,0	
20		204,0
21	180,5	207,3
22	190,0	213,8
23	201,1	224,4
24	204,0	
25		228,3
26		
27	206,5	
28		

Es kann also wohl keinem Zweifel unterliegen, daß wir es bei diesem Absinken von W mit wachsender Breite bzw. seinem Steigen mit wachsender Höhe mit einer ganz allgemeinen Erscheinung zu tun haben. Von den früheren Bearbeitern dieser Frage wurden, allerdings nur im Hinblick auf die jeweilig vorliegenden Arten, auch Deutungen versucht, die eben wegen dieser Beschränkung nicht ausreichend sein werden. G. Schmidt, der meines Wissens zuerst die Korrelation zwischen Gehäuselänge und Gehäuse-

form betonte, glaubte aus dem Auftreten schlanker und bauchiger Stücke in den Beständen von *Alinda biplicata* das Vorhandensein von Elementararten erschließen zu können, bauchig-kurz und schlank-lang, die sich durch verschiedenes Reaktionsvermögen auszeichnen: Trockenheit verkürzt beide Formen, macht aber die bauchige noch plumper, ohne die schlanke zu verändern. Als ich größere Reihen von *Siciliaria gibbula* und *Leucostigma leucostigma* var. *opalina* messen konnte, schien mir gleichfalls die Aufspaltung der einheitlich erscheinenden Bestände in zwei Bestandteile, plumpe und schlanke mit verschiedenen Kurvengipfeln, für das Vorhandensein der getrennten Formen zu sprechen. R. Lais, der sich besonders ausführlich mit derselben Erscheinung bei *Zebrina detrita* beschäftigt hat, geht einen anderen Weg: ihm ist die Trennung von Standorts- und Klimaeinflüssen das Ziel, dem er durch Messung und Vergleich zahlreicher Bestände nahezukommen sucht. Der Schalenform mißt er dabei ganz besondere Bedeutung zu und findet, daß die Werte für *W* bei derselben Höhe durchaus nicht für alle Fundorte die gleichen sind (wie wir das oben gleichfalls für *Zebrina* wie auch für *Cepaea* gesehen haben). Hierin also seien ohne Zweifel die Wirkungen äußerer Einflüsse zu sehen. Das ist bestimmt richtig: wie aber steht es mit der allgemeinen Erscheinung des Plumperwerdens mit abnehmender Höhe, oder bei kugeligen Schalen des Flacherwerdens mit wachsender Breite? Die Deutung, die Lais der Schlankheit der Gehäuse von *Zebrina* beilegt (Verdunstungsschutz durch Verkleinerung des Mündungsquerschnittes, Ausgleich der durch die Schlankheit bedingten Raumverringerung durch Verlängerung des Gehäuses), reicht nicht ganz aus. Sollten nicht, allgemein gesprochen, günstige Umweltsbedingungen eben große Schalen bewirken, die eben schlanker sind als kleinere, oder bei kugeligen Formen flacher? (Daneben mögen auch einzelne Stämme vorhanden sein, in denen stärkere oder geringere Wölbung bzw. Schlankheit erblich festgelegt sind[1]. Entscheidungen darüber sind wohl nur von Züchtungen und planmäßigen Übersiedelungen genau durchgemessener größerer Mengen einer Art in andere Gegenden mit anderen Umweltsbedingungen zu erhoffen.) — Wir hätten es dann mit einem Bildungsgesetz der Schale zu tun, das sich im Absteigen während des Wachstums geltend macht und dem vielleicht durch mathematische Erwägungen beizukommen ist — welche Aufgabe ich aber anderen überlassen muß, da mir die notwendigen Vorkenntnisse fehlen.

---

[1] Dies berührt sich mit der Franzschen Vorstellung, mit Ausschluß der Rolle, die er dem Lebensalter zuschreibt. Da die *Paludina*-Schale den Abschluß des Wachstums nicht mit Sicherheit erkennen läßt, mußte er mit dem Vorliegen unfertiger und deshalb plumperer Schalen rechnen; das fällt weg bei den oben betrachteten Lungenschnecken, deren Wachstumsabschluß einwandfrei festzustellen ist.

Versuche, die Zahl der Umgänge zu den meßbaren Merkmalen in eindeutige Beziehung zu setzen, führten vorläufig zu keinem Ergebnis.

Vielleicht aber liegt die Lösung auf einem ganz anderen Gebiet. Das Ab- bzw. Zunehmen von Verhältniswerten mit der Änderung der Maßeinheit ist nämlich eine überall auftretende Erscheinung, wie W. Johannsen in einer gedankenreichen Studie[1] nachgewiesen hat. Ausgehend vom Längenbreitenindex einiger Bohnenrassen zeigt er, daß auch der Längenbreitenindex des Menschenschädels *abhängig ist von der absoluten Länge* und zwar derart, daß er mit dem Steigen der (als Maßeinheit dienenden) Länge abnimmt. (Auf die Schneckenschale, mit der Breite als Bezugsmaß, übertragen, bedeutet das ein Fallen des Index *W* mit wachsender Breite, ein Steigen mit wachsender Höhe, entspricht also durchaus unseren fremden und eigenen Ausgangsmessungen.) Einer jeden Maßklasse ist ein „normaler" Index zugeordnet mit bestimmter Abweichung vom Index der Durchschnittsklasse: erst durch Einführung einer Verbesserung kann man die rohen Indices der Einzelstücke je nach ihrer Klassenzugehörigkeit in die richtigen umwandeln und so eine Entscheidung ermöglichen, ob ein bestimmter Schädel länger oder breiter als typisch ist. Die rohen Indexziffern sind dafür ganz unbrauchbar. Da in der Conchologie den Begriffen schlank und plump bzw. flach- und starkgewölbt nie eine derartige grundlegende Bedeutung beigemessen worden ist, wie den Begriffen Lang- und Kurzköpfigkeit in der Anthropologie, erübrigt sich hier ein Eingehen auf die Einzelheiten. In unseren Beispielen würde auch wohl ein Errechnen verbesserter Wölbungsziffern der schwachen Klassenbesetzung wegen kaum zu hinlänglich sicheren Werten führen; auch legen wir in unseren Betrachtungen ja keinen Wert auf die Wölbungsgrade der Einzelstücke, sondern heben nur die Eigentümlichkeiten der Klassenwölbungsgrade hervor.

Über die Messungen, die zu diesen Ergebnissen führten, seien noch einige Angaben gemacht. Voraussetzung ist größtmögliche Genauigkeit, wie sie durch Anwendung einer Schublehre mit Nonius zu erzielen ist; am besten geeignet sind die Ausführungen, bei denen die Verschiebung des beweglichen Schnabels durch ein Rädchen bewerkstelligt wird; bei dieser Art und Weise wird eine gleichmäßige, stoßfreie Bewegung ermöglicht.

Bei kugeligen Schalen bereitet die Messung der Breite keinerlei Schwierigkeiten; nur ist selbstverständlich peinlich darauf zu achten, daß die Spindelachse den Schnäbeln der Schublehre genau parallel steht, derart, daß diese links und rechts als Tangenten am letzten Umgang bzw. am Außenrand der Mündung liegen. Bei einiger Übung erzielt man leicht eine Gleichmäßigkeit der Ergebnisse auf $\pm$ 0,5 Zehntel Millimeter.

Anders und weniger günstig steht es mit der Messung der Höhe. Ganz geringe Änderungen in der Haltung der Schale bewirken recht verschiedene Ablesungen,

[1] Johannsen, W.: Über Dolichocephalie und Brachycephalie. Zur Kritik der Index-Angaben. Arch. Rassenbiol. 4, 171 (1907).

so daß die Grenzwerte verschiedener Messungen an demselben Stück um 0,4 bis 0,6 mm voneinander abweichen. Es liegt das an der Schwierigkeit, für den beweglichen Schnabel (der ja als Tangente an den unteren Mündungsrand zu legen ist) einen festen Punkt zu finden, da der Unterrand nicht senkrecht unter der Spitze liegt. Es kommt also darauf an, die Schale möglichst genau senkrecht zu halten, weder zu kanten noch zu kippen und dann aus 3—5 Messungen den Mittelwert aus den häufigsten Ablesungen zu nehmen. Die Geringfügigkeit der Unterschiede zwischen den einzelnen Millimeterstufen, wie sie aus der Zusammenstellung ersichtlich ist, macht ein fast übertriebenes Streben nach Genauigkeit notwendig.

Wesentlich einfacher ist das Messen der turmförmigen Schalen, deren Höhe und Breite unschwer festzustellen ist. Wegen der Ungleichmäßigkeiten in der Ausbildung des Mundsaumes (dessen Breite ja nichts mit der eigentlichen Schalenform zu tun hat) war bei den *Odontostomus*-Arten eine 90°-Drehung der Schale um die Längsachse erforderlich: so konnte die Höchstbreite des Gewindes ohne Störung durch den Mundsaum gemessen werden.

Da die zahlreichen Messungen nicht hintereinander zu erledigen sind, besteht die Gefahr einer allmählichen Umgewöhnung der Hand und somit einer Verschiebung der Zahlenwerte; dem kann entgegengearbeitet werden durch erneutes Nachmessen bereits früher genommener Maße: erst wenn die neuen Ergebnisse mit den alten übereinstimmen, ist mit dem Messen neuer Schalen fortzufahren.

Daß bei derartigen Messungen die Ergebnisse verschiedener Beobachter infolge des persönlichen Fehlers nicht unmittelbar miteinander verglichen werden können, ist ohne Frage ein Nachteil. Aber gerade deshalb wäre es wünschenswert, wenn von anderer Seite gleichartige Untersuchungen ausgeführt werden würden; erst dann könnte sich herausstellen, ob die oben mitgeteilte Gesetzmäßigkeit tatsächlich im Schalenbau begründet ist, oder ob sie sich etwa gar nur als eine besondere Form des persönlichen Fehlers entpuppt. Vorläufig scheint mir aber die Regelmäßigkeit der überall zu beobachtenden Erscheinung mehr für das Vorhandensein tatsächlich bestehender Beziehungen zu sprechen.

Variationsstatistisches.

a) Die Schalen von Cepaea und Zebrina.

Um die zahlreichen Messungen auch anderweitig nutzbar zu machen, wurden sie, soweit *Cepaea* und *Zebrina* in Betracht kommen, zu einigen variationsstatistischen Berechnungen verwandt. Es folgt zunächst eine Aufstellung der Mittelwerte von Breite, Höhe und W für die einzelnen Arten bzw. Fundorte; ergänzt durch die Werte für Streuung (σ) und Variationskoeffizient (v).

Bei der allgemeinen Betrachtung der Mittelwerte ist die annähernde Gleichheit der Variationskoeffizienten bemerkenswert.

Für die Bewertung der in den Mitteln sich ausdrückenden Unterschiede ist die Berechnung der Wurzel aus der Summe der Quadrate der mittleren Fehler erforderlich: beträgt das Dreifache dieses Wertes weniger als die Differenz der Mittelwerte ($M_1 - M_2$), so ist für die beiden verglichenen Werte eine tatsächliche Größenverschiedenheit anzunehmen.

Tabelle 7. Mittelwerte.

	Anzahl	Breite	σ	v	Höhe	σ	v	W	σ	v
C. nemoralis:										
Eutin	63	20,78 ± 0,14	± 1,10	5,3	15,00 ± 0,11	± 0,86	5,7	72,74 ± 0,47	± 3,77	5,2
Hamburg	160	22,50 ± 0,09	1,19	5,3	16,12 ± 0,06	0,78	4,8	72,05 ± 0,28	3,58	5,0
Lippstadt	117	21,38 ± 0,11	1,17	5,5	15,50 ± 0,08	0,90	5,8	72,48 ± 0,30	3,28	4,5
Kalmuth a. M. . . .	13	24,2			17,55			72,5		
Freudenberg a. M. .	49	23,19 ± 0,15	1,10	4,7	16,69 ± 0,12	0,82	4,9	71,89 ± 0,42	2,94	4,1
C. hortensis:										
Leipzig	36	18,72 ± 0,16	0,94	5,1	13,54 ± 0,11	0,68	5,0	72,36 ± 0,45	2,69	3,7
Quedlinburg. . . .	54	18,43 ± 0,10	0,73	4,0	13,92 ± 0,10	0,77	5,5	76,21 ± 0,40	2,96	3,5
Kalmuth a. M. . . .	52	21,12 ± 0,15	1,04	4,9	14,46 ± 0,11	0,79	5,4	68,56 ± 0,43	3,02	4,4
Freudenberg a. M. .	34	20,54 ± 0,18	1,05	5,1	14,44 ± 0,13	0,78	5,4	70,63 ± 0,61	2,94	4,2
Z. detrita:										
Kösen	97	9,19 ± 0,04	0,42	4,6	18,87 ± 0,11	1,11	5,9	205,08 ± 0,88	8,71	4,2
Kalmuth a. M. . . .	156	9,81 ± 0,04	0,52	5,3	21,30 ± 0,07	0,92	4,3	217,28 ± 0,79	9,87	4,2
Bozen	92	9,65 ± 0,05	0,50	5,2	20,72 ± 0,11	1,05	5,1	214,98 ± 0,83	7,91	3,7
Oberstein a. N. . .	67	8,78 ± 0,06	0,47	5,3	17,98 ± 0,13	1,07	5,9	203,25 ± 1,18	9,70	4,8

Untersuchen wir daraufhin zunächst die Werte für *C. nemoralis*, so erhalten wir:

Breite:	$M \pm m$	$M_1 - M_2$	$3\sqrt{m_1^2 + m_2^2}$
Freudenberg	$23{,}19 \pm 0{,}15$		
Hamburg	$22{,}50 \pm 0{,}09$	0,69	0,525
Lippstadt	$21{,}38 \pm 0{,}11$	1,12	0,521
Eutin	$20{,}78 \pm 0{,}14$	0,60	0,535
Freudenberg	$23{,}19 \pm 0{,}15$	2,41	0,608

Somit sind diese örtlichen Formen in bezug auf die Breite hinreichend voneinander verschieden — am meisten die von Eutin und Freudenberg.

Höhe:	$M \pm m$	$M_1 - M_2$	$3\sqrt{m_1^2 + m_2^2}$
Freudenberg	$16{,}69 \pm 0{,}12$		
Hamburg	$16{,}12 \pm 0{,}06$	0,57	0,402
Lippstadt	$15{,}50 \pm 0{,}08$	0,62	0,300
Eutin	$15{,}00 \pm 0{,}11$	0,50	0,408
Freudenberg	$16{,}69 \pm 0{,}12$	1,69	0,489

Auch in betreff der Höhe stellen sich diese Bestände als genügend voneinander getrennt dar, auch hier am stärksten die von Eutin und Freudenberg.

Für die Wölbungsziffern erhalten wir folgende Aufstellung:

	$M \pm m$	$M_1 - M_2$	$3\sqrt{m_1^2 + m_2^2}$
Freudenberg	$71.89 \pm 0{,}42$		
Hamburg	$72{,}05 \pm 0{,}28$	0,16	1,514
Lippstadt	$72{,}48 \pm 0{,}30$	0,43	1,231
Eutin	$72{,}74 \pm 0{,}47$	0,26	1,673
Freudenberg	$71{,}89 \pm 0{,}42$	0,85	1,891

Infolge der beträchtlichen Streuung der Wölbungswerte und der hohen ($^1/_3$ bis fast $^1/_2$% betragenden) mittleren Fehler sind die Unterschiede $M_1 - M_2$ überall geringer als das Dreifache der $\sqrt{m_1^2 + m_2^2}$: selbst beim Vergleich der in den Mittelwerten am stärksten voneinander abweichenden Bestände Eutin und Freudenberg. Somit scheint diese Ausrechnung die Annahme von der Ausbildung stark- und schwachgewölbter örtlicher Formen nicht zu stützen; ich glaube trotzdem, auf Grund der Erfahrungen an anderen Arten zu dieser Anschauung berechtigt zu sein.

Nur finden sich in den vier herangezogenen Beständen keine derartigen, durch Flachheit oder besondere Kugeligkeit ausgezeichneten Sonderformen.

Für die vier Bestände von *C. hortensis* ergeben sich folgende Beziehungen:

Breite:	$M \pm m$	$M_1 - M_2$	$3\sqrt{m_1^2 + m_2^2}$
Quedlinburg	$18{,}43 \pm 0{,}10$		
		0,29	0,564
Leipzig	$18{,}72 \pm 0{,}16$		
		1,82	0,723
Freudenberg	$20{,}54 \pm 0{,}18$		
		0,58	0,633
Kalmuth	$21{,}12 \pm 0{,}15$		
		2,69	0,541
Quedlinburg	$18{,}43 \pm 0{,}10$		

Hier sehen wir also zwei Gruppen: Quedlinburg und Leipzig einerseits, Freudenberg und Kalmuth andrerseits, die voneinander beträchtlich verschieden sind, während ihre Einzelbestände keine trennenden Verschiedenheiten feststellen lassen. Ebenso verhält es sich mit der Höhe:

Höhe:	$M \pm m$	$M_1 - M_2$	$3\sqrt{m_1^2 m + \frac{2}{2}}$
Quedlinburg	$13{,}92 \pm 0{,}10$		
		0,38	0,446
Leipzig	$13{,}54 \pm 0{,}11$		
		0,90	0,511
Freudenberg	$14{,}44 \pm 0{,}13$		
		0,02	0,511
Kalmuth	$14{,}46 \pm 0{,}11$		
		1,54	0,446
Quedlinburg	$13{,}92 \pm 0{,}10$		

Für den *Wölbungsgrad* erhalten wir:

Quedlinburg	$76{,}21 \pm 0{,}40$		
		3,85	1,81
Leipzig	$72{,}36 \pm 0{,}45$		
		1,73	2,28
Freudenberg	$70{,}63 \pm 0{,}61$		
		2,07	2,24
Kalmuth	$68{,}56 \pm 0{,}43$		
		7,65	1,76
Quedlinburg	$76{,}21 \pm 0{,}40$		

Hieraus erhellt die besondere Stellung des Bestandes Quedlinburg, der sich durch seine überaus starke Kugeligkeit von den anderen auffallend unterscheidet. Während er in seiner mittleren Höhe und Breite dem Leipziger nahesteht, übertrifft er ihn im Wölbungsverhältnis bedeutend (— der Leipziger steht in dieser Hinsicht den Beständen aus dem Maingebiet näher). Besonders stark tritt die Eigentümlichkeit dieser stärkstgewölbten Form hervor beim Vergleich mit der flachsten (Kalmuth); hier beträgt die Differenz $M_1 - M_2$ das Dreizehnfache der $\sqrt{m_1^2 + m_2^2}$.

Gleicherweise bestehen für *Z. detrita* folgende Werte:

Breite:	$M \pm m$	$M_1 - M_2$	$3\sqrt{m_1^2 + m_2^2}$
Kösen	9,19 ± 0,04		
Bozen	9,65 ± 0,05	0,46	0,192
Kalmuth	9,81 ± 0,04	0,16	0,192
Kösen	9,19 ± 0,04	0,62	0,170
Oberstein	8,78 ± 0,06	0,41	0,216

Höhe:	$M \pm m$	$M_1 - M_2$	$3\sqrt{m_1^2 + m_2^2}$
Kösen	18,87 ± 0,11		
Bozen	20,72 ± 0,11	1,85	0,467
Kalmuth	21,30 ± 0,07	0,58	0,391
Kösen	18,87 ± 0,11	2,43	0,391
Oberstein	17,98 ± 0,13	0,89	0,511

Die Werte für *W* zeigen:

	$M \pm m$	$M_1 - M_2$	$3\sqrt{m_1^2 + m_2^2}$
Kösen	205,08 ± 0,88		
Bozen	214,98 ± 0,83	9,90	3,63
Kalmuth	217,28 ± 0,79	2,30	3,44
Kösen	205,08 ± 0,88	12,20	3,55
Oberstein	203,25 ± 1,18	1,83	4,41

Während aber in bezug auf die Höhe sich deutliche Unterschiede zwischen den vier Beständen zeigen, stehen sich in der Breite Bozen und Kalmuth untrennbar nahe, beide aber von den auch unter sich geschiedenen Beständen Kösen und Oberstein getrennt. Ähnliches kommt auch bei *W* zum Ausdruck, nur daß hier nicht nur Kalmuth und Bozen einerseits nicht zu scheiden sind, sondern anderseits Kösen und Oberstein unter sich zusammengehören. Zwischen beiden Gruppen klafft eine große Lücke.

Die Herleitung der sich somit aufdrängenden Größen- und Formverschiedenheiten aus den besonderen Umweltsbedingungen der einzelnen Fundorte scheint gegenwärtig noch unmöglich. Die besondere Größe, die die drei betrachteten Arten auf dem Kalmuth erreichen, mag vielleicht z. T. den günstigen Untergrundsverhältnissen auf dieser Muschelkalkklippe zuzuschreiben sein. Doch schränkt der Fundort Freudenberg diese Vermutung für die *Cepaeen*, der Fundort Bozen für *Zebrina* beträchtlich ein: diesen Fundorten sind die zweitgrößten Bestände eigentümlich, in Freudenberg auf Buntsandstein lebend, in Bozen auf kristal-

linem Schiefer; außerdem weist der Zebrina-Bestand von Kösen (Muschelkalk) nur eine recht bescheidene Größe auf — ein Zeichen, daß andere Ursachen (äußere oder innere) die Förderung durch den Untergrund hinfällig machen. Auch hier könnten wohl nur planmäßige Verpflanzungen die Möglichkeit zur Herausarbeitung der einzelnen Ursachen schaffen.

Zum Schluß noch eine allgemeinere Bemerkung zur Entkräftung des naheliegenden Einwandes, es lägen den vorstehenden Berechnungen zum Teil allzu geringe Zahlen zugrunde. Der gleiche Grund zur Anzweiflung der eigenen Befunde veranlaßte die Errechnung der Mittelwerte für einzelne Bestände aus wahllos herausgegriffenen, wesentlich geringeren Grundzahlen; die Ergebnisse seien hier mitgeteilt:

Anzahl	Breite	σ	v	Höhe	σ	v	W	σ	v
Cepaea nemoralis, Hamburg:									
160	$22{,}50 \pm 0{,}09$	$\pm 1{,}19$	5,3	$16{,}12 \pm 0{,}06$	$\pm 0{,}78$	4,8	$72{,}05 \pm 0{,}28$	$\pm 3{,}58$	4,7
60	$22{,}49 \pm 0{,}16$	1,14	5,1	$16{,}16 \pm 0{,}11$	0,82	5,1	$72{,}36 \pm 0{,}47$	3,43	5,0
Cepaea nemoralis, Lippstadt:									
119	$21{,}38 \pm 0{,}11$	1,17	5,5	$15{,}50 \pm 0{,}08$	0,90	5,8	$72{,}48 \pm 0{,}30$	3,28	4,5
50	$21{,}40 \pm 0{,}16$	1,16	5,4	$15{,}49 \pm 0{,}16$	0,88	5,7	$72{,}21 \pm 0{,}47$	3,33	4,6
Zebrina detrita, Kalmuth:									
156	$9{,}81 \pm 0{,}04$	0,52	5,3	$21{,}30 \pm 0{,}07$	0,92	4,3	$217{,}28 \pm 0{,}79$	9,87	4,2
52	$9{,}79 \pm 0{,}06$	0,45	4,6	$21{,}17 \pm 0{,}16$	1,17	5,5	$216{,}87 \pm 1{,}09$	7,89	3,7

Die Unterschiede sind also nur unbedeutend: die richtigeren Werte (d. h. die aus der größeren Stückzahl gewonnenen) liegen innerhalb des mittleren Fehlers der Mittelwerte aus der geringeren Stückzahl. So kann man im allgemeinen damit rechnen, daß 50—60 Stücke schon eine für diese Zwecke ausreichende Anzahl bedeuten.

b) Die Geschlechtswege von Cepaea nemoralis.

Die von Freudenberg stammenden *C. nemoralis* zeigten nach der Abtötung eine derart gleichmäßige Ausstreckung, daß der Versuch aussichtsreich erschien, durch Messung der einzelnen Teile der Geschlechtsorgane in die zahlenmäßigen Beziehungen einzudringen.

Die Schwierigkeiten, die Längen der oft gewundenen und gedrehten Wege festzustellen, sind nicht gering; Streckung ohne Zerrung war das Ziel, das durch Anwendung mäßiger Dehnung erreicht werden sollte. Mehrfaches Messen mit dazwischen geschaltetem Freilassen schien mir ein sicheres Verfahren, als das zuweilen angewandte Dehnen bis zum Zerreißen.

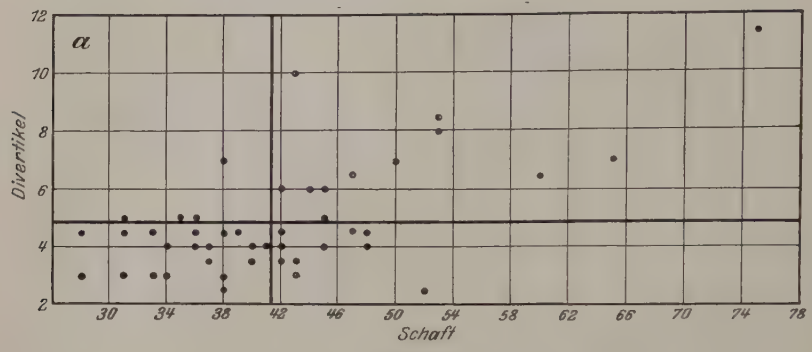
Auf Grund der Messungen ergeben sich für die einzelnen Geschlechtswege und -anhänge folgende Maße:

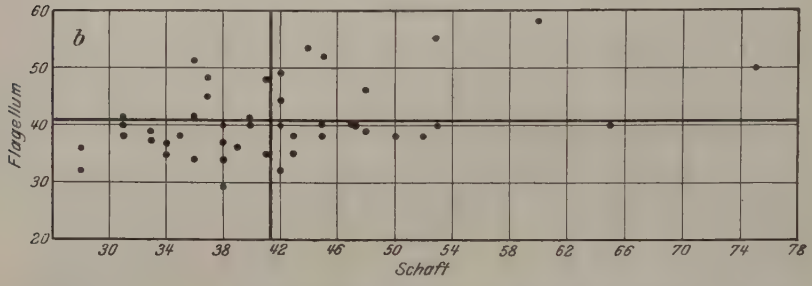
	Mittlere Länge	σ	v
Penis	12,49 ± 0,19	±1,29	10,3
Epiphallus	6,97 ± 0,14	0,96	13,8
Penis + Epiphallus	19,48 ± 0,33	2,07	10,6
Flagellum	40,70 ± 0,95	6,40	15,7
Blasenkanal	12,18 ± 0,38	2,57	21,1
Divertikel	4,88 ± 0,28	1,89	39,0
Blasenschaft	41,53 ± 1,39	9,32	22,4

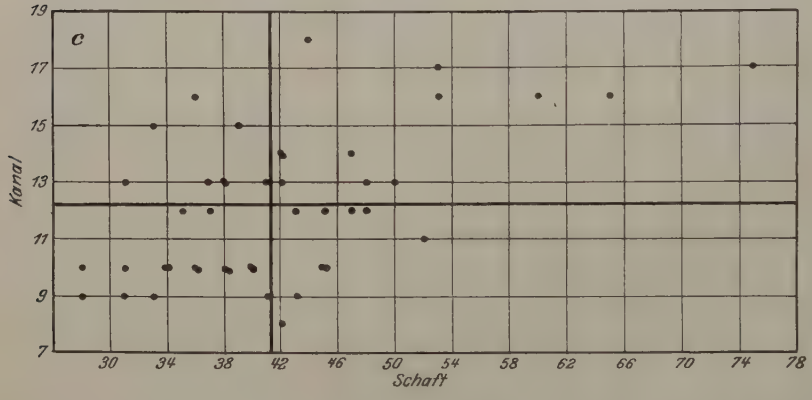
Die Variationskoeffizienten zeigen für die männlichen Teile die niedrigsten Werte — wir haben es hier mit vergleichsweise größenbeständigen Organen zu tun. Größer sind die Zahlen für Blasenkanal und Blasenschaft, die zwischen viel weiteren Grenzen schwanken, und den weitaus höchsten Wert finden wir für das Divertikel, das sich auch hiermit als rudimentäres Organ kundtut. Insgesamt übertreffen sämtliche Innenorgane bei weitem die Schwankungen, die wir an den Schalen kennengelernt haben.

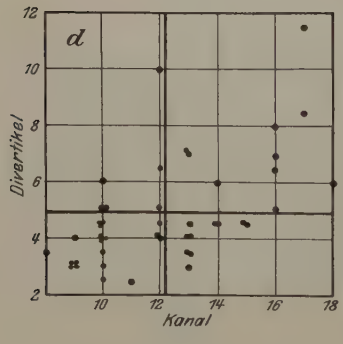
Betrachten wir zunächst die reinen Millimeterwerte der Einzelstücke, so scheint ein regelloses Zusammenfallen von kurzen und langen Wegen in buntem Gemisch vorzuliegen. Ganz kurzes Divertikel mit langer Geißel, langer Schaft mit kurzem Kanal, auch wieder mittlere Längen der einen Wege mit übermäßig langen oder kurzen anderer — kurz, es sind ohne weiteres keine Beziehungen zu finden.

Anders aber wird es, wenn wir je zwei Geschlechtswege ihrer Länge nach in ein Koordinatensystem eintragen, das durch Einzeichnung der Mittelwerte für die betreffenden Wege in vier Flächen geteilt ist. Es stellt sich dann ein deutliches Überwiegen der gleichsinnigen (kurz-kurz + lang—lang) Verkoppelungen über die ungleichen (kurz—lang + lang—kurz) heraus. Für alle Verbindungen gilt das Übergewicht von kurz—kurz, während lang — lang fast stets an Zahl hinter den ungleichsinnigen zurückbleibt. Ausnahmen sind zunächst die Verbindungen Schaft-Kanal und Schaft-Divertikel, wo das Zusammentreffen lang—lang an zweiter Stelle der Häufigkeit steht, — wohl ein Anzeichen für die Neigung dieser zum gleichen Weg gehörenden Teile zu gleichartigem Wachstum, die sich allerdings im Verhalten Kanal-Divertikel nicht so stark ausprägt. Auch bei Penis-Epiphallus, die ja gleichfalls zusammengehören, steht lang—lang an zweiter Stelle der Häufigkeit. In den anderen Verbindungen sind die ungleichsinnigen Verkoppelungen häufiger als lang—lang, aber wie betont, ihre Summe bleibt stets hinter der der gleichsinnigen merklich zurück. Trotz aller Abweichungen im einzelnen


a
Divertikel
Schaft


b
Flagellum
Schaft


c
Kanal
Schaft


d
Divertikel
Kanal

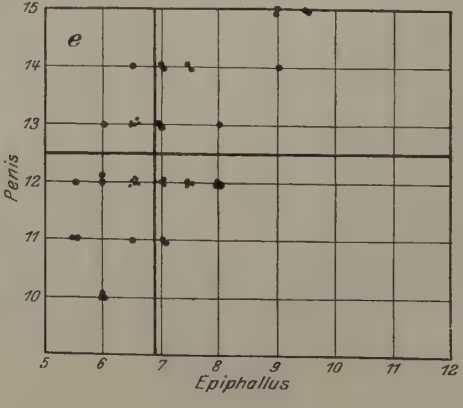

e
Penis
Epiphallus

Abb. 1 *a—e*.

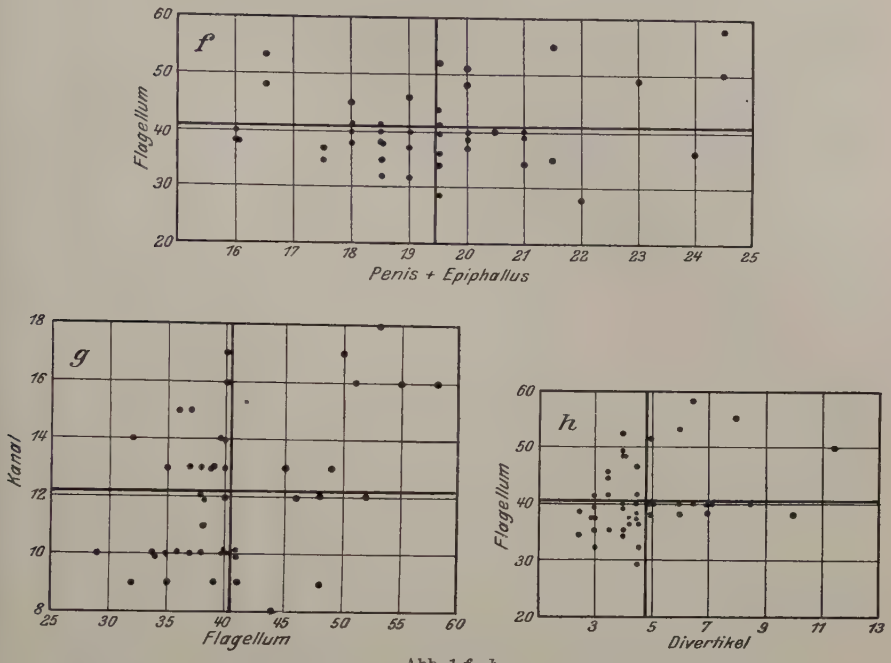


Abb. 1 *f*—*h*.

Abb. 1 *a*—*h*. *Cepaea nemoralis*. Beziehungen zwischen den Längen der Geschlechtswege. Näheres im Text.

lassen also die Darstellungen Abb. 1 *a*—*h* erkennen, daß im Mittel kurze Wege einerseits, lange andrerseits zusammengehören.

Eine vergleichende Zusammenstellung der Zahl der Fälle folge:

a Schaft — Divertikel		*b* Flagellum — Schaft	
kurz — kurz	19	kurz — kurz	17
kurz — lang	4	kurz — lang	13
lang — kurz	10	lang — kurz	7
lang — lang	12	lang — lang	8

c Schaft — Kanal		*d* Kanal — Divertikel	
kurz — kurz	16	kurz — kurz	19
kurz — lang	8	kurz — lang	6
lang — kurz	9	lang — kurz	10
lang — lang	12	lang — lang	10

e Penis — Epiphallus		*f* Penis + Epiphallus — Flagellum	
kurz — kurz	15	kurz — kurz	15
kurz — lang	11	kurz — lang	6
lang — kurz	7	lang — kurz	15
lang — lang	12	lang — lang	9

g Flagellum — Kanal		*h* Flagellum — Divertikel	
kurz — kurz	17	kurz — kurz	19
kurz — lang	13	kurz — lang	11
lang — kurz	8	lang — kurz	10
lang — lang	7	lang — lang	5

Haben wir bisher die Beziehungen der Teile des Geschlechtsapparates untereinander betrachtet, so wenden wir uns nunmehr der Frage nach den Größenbeziehungen der Innenorgane zu den Schalenabmessungen zu. Sind in den größeren Schalen Tiere mit längeren Geschlechtswegen zu erwarten? Die Frage ist ohne weiteres nicht zu beantworten; die überaus großen Schwankungen in der Ausbildung der einzelnen Teile überlagern bedeutend die bei größeren Tieren an sich zu erwartende Zunahme der Längenmaße. Wenn wir für den vorliegenden Bestand die Grenzwerte der Schalengröße nehmen, so erhalten wir für den Umfang[1] 66,3 mm bei dem kleinsten, 80,1 mm bei dem größten Stück; bei Stücken gleichen Umfangs aber umgreifen die Längenmaße oft weitere Spannen als nach der Differenz 80,1 — 66,3 anzunehmen wäre. Einige Beispiele der Grenzwerte bei gleichem oder annähernd gleichem Umfang (alle Maße in Millimetern):

Umfang	Flagellum	Kanal	Divertikel	Schaft
80,1	40—55	13—16	7 — 8	38—53
76,9—77,3	35—51	9—17	3 —11,5	36—75
75	35—49	10—16	3,5— 7	28—65
73,2—73,8	38—46	9—13	3 —10	31—48
71,3—71,6	34—48	9—13	2,5— 4,5	31—41
69,7	29—40	10—14	3 — 6	34—42
68,2—68,5	32—40	9—15	3 — 4,5	28—48

Unter diesen Verhältnissen würde nur bei einer großen zahlenmäßigen Grundlage das Vorhandensein im Mittel längerer Wege bei den größeren Tieren deutlich in Erscheinung treten. Die 45 hier behandelten Stücke stellen diese Grundlage noch nicht dar, immerhin gelingt es bei

[1] Umfang $U = B \cdot \pi$. Der hierin steckende Fehler (denn der Umfang ist kein Kreis, sondern Teil einer Spirale) dürfte keine Fälschung der Ergebnisse bewirken.

Zusammenfassung der Schalen zu zwei Gruppen in den zugehörigen Durchschnittsmaßen für die Geschlechtswege ein Ansteigen sichtbar zu machen:

		Mittlere Länge	$M_1 - M_2$	$3\sqrt{m_1^2 + m_2^2}$
Penis:	große Stücke[1]	$12{,}75 \pm 0{,}32$	0,47	1,18
	kleine „ [2]	$12{,}28 \pm 0{,}23$		
Epiphallus:	große „	$7{,}13 \pm 0{,}24$	0,29	0,88
	kleine „	$6{,}84 \pm 0{,}17$		
Penis + Epiphallus: .	große „	$19{,}93 \pm 0{,}52$	0,81	1,91
	kleine „	$19{,}12 \pm 0{,}37$		
Flagellum:	große „	$45{,}30 \pm 1{,}52$	6,12	5,57
	kleine „	$39{,}18 \pm 1{,}07$		
Kanal:	große „	$13{,}35 \pm 0{,}61$	2,07	2,19
	kleine „	$11{,}28 \pm 0{,}40$		
Divertikel:	große „	$5{,}73 \pm 0{,}47$	1,55	1,61
	kleine „	$4{,}18 \pm 0{,}26$		
Schaft:	große „	$46{,}60 \pm 2{,}34$	9,28	7,77
	kleine „	$37{,}32 \pm 1{,}11$		

Die jeweilige Zunahme ist nur gering, doch scheint sie von vornherein zu deutlich für ein Zufallsergebnis. Es ist bei der Beurteilung der Unterschiede zu bedenken, daß die ausführenden Wege ja nicht an der Peripherie des Umfanges liegen, sondern an der Innenseite des letzten Umganges, also an dem Größerwerden des Umfanges nur beschränkten Anteil haben.

Die Vergleichung der auch hier ausgerechneten Werte $M_1 - M_2$ mit der $3\sqrt{m_1^2 + m_2^2}$ ergibt denn auch das Vorhandensein tatsächlich längerer Wege bei den Bewohnern der größeren Schalen, wenigstens soweit Flagellum und Schaft in Frage kommen. Für Kanal und Divertikel ist der Wert der Wurzel ein Spürchen größer als die Differenz $M_1 - M_2$, doch liegt er ihr so nahe, daß man auch für diese Organe unbedenklich die Forderung zur Annahme eines Unterschiedes als erfüllt ansehen darf. Für Penis und Epiphallus, sowie deren Summe, deren Millimetermaße sich gleichfalls dem Bilde der übrigen einfügen, genügt die Differenz der Mittelwerte nicht zur Feststellung einer tatsächlich vorhandenen Längenverschiedenheit. Vielleicht hat hier die Schwierigkeit der Messungen das Ergebnis verwischt.

Steht also die Länge der Geschlechtswege in Zusammenhang mit der Größe der Schale, so müssen die Unterschiede zwischen den Maßen

[1] Große Stücke: Schalenumfang 74,1—80,1 mm.
[2] Kleine Stücke: Schalenumfang 66,3—73,8 mm.

der kleinen und der großen Gruppe verschwinden, wenn wir sie nicht in Millimetern, sondern in einem Verhältnis zu einem Schalenmaß ausdrücken. Es wurden deshalb Flagellum und Schaft (die ja bei vorliegendem Bestand am deutlichsten den Unterschied von groß und klein zeigen) für alle Einzelstücke in Prozente des Schalenumfanges umgerechnet und die so erhaltenen Werte wieder in die Gruppen der großen und der kleinen Umfänge geordnet.

Wir erhalten dann:

	Mittlere Länge, in % des Umfanges
Flagellum: . . . . . große Stücke	$56{,}70 \pm 2{,}12$
kleine „	$56{,}10 \pm 2{,}02$
Schaft: . . . . . große „	$61{,}60 \pm 3{,}08$
kleine „	$61{,}44 \pm 2{,}52$

— Werte also, die als durchaus übereinstimmend anzusehen sind: *das Verhältnis der Innenlängen zum Umfang der Schale ist bei großen und kleinen Stücken das gleiche.*

Dieser Aufwand von Berechnungen möchte vielleicht als überflüssig angesehen werden; denn das Ergebnis, daß die Bewohner größerer Schalen auch längere Innenorgane besitzen, scheint eigentlich hinreichend selbstverständlich und einer besonderen Messung nicht zu bedürfen. Doch schien es mir nützlich, einmal an einem bestimmten Beispiel diese Verhältnisse zu prüfen. Bei dem großen Wert, der in anatomischen Darstellungen auf die gegenseitigen Längenbeziehungen der einzelnen Teile des Geschlechtsapparates gelegt wird, ist ein zahlenmäßiger Nachweis dringend erforderlich, zumal es sich um Organe mit einer derartig großen Variationsbreite handelt. Daß eine mit Maßverhältnissen arbeitende anatomische Betrachtung sich nur auf Grund der Untersuchung zahlreicher Stücke zu Aussagen entschließen darf, wird aus den oben angegebenen Maßen zu folgern sein.

Ob sich ähnlich wie bei den Schalen, auch bei den Geschlechtswegen geographisch oder ökologisch gesonderter Bestände Unterschiede zeigen, kann ich zur Zeit nicht feststellen, da mir nicht die ausreichende Menge von gleichartig konservierten Stücken zur Verfügung steht. Es würde eine solche Untersuchung fraglos zur Vertiefung unserer Kenntnisse beitragen.

NESTBAU EINES ADRIATISCHEN LIPPFISCHES (CRENILABRUS OCELLATUS FORSK.)[1].

Von

TONKO ŠOLJAN

(Wien).

Mit 7 Textabbildungen.

(Eingegangen am 9. September 1929.)

Die eigentümliche Fortpflanzung von *Crenilabrus ocellatus* FORSK., die in manchen Punkten an die Fortpflanzung des Stichlings erinnert, habe ich an verschiedenen Orten der adriatischen Küste beobachtet und sie im Jahre 1928 in Martinšćica bei Sušak und im Jahre 1929 in Trpanj studiert. Bei dieser Art baut das Männchen (Abb. 1), das wesentlich größer und bunter als das Weibchen (Abb. 2) ist, das Nest in einer Meerestiefe von $^1/_2$—$2\,^1/_2$ m. Es besteht zum größten Teile aus grünen Algenfäden von *Cladophora* KÜTZING, und findet sich meistens inmitten dichter Vegetation der braunen Alge *Cystosira* AG., von der sich das grüne Nest in der braunen Umgebung sehr deutlich abhebt. (Ich danke Herrn Dr. IVO PEVALEK, Professor für Botanik an der Universität Zagreb, für die liebenswürdige Bestimmung der Algen.)

Aus einem Umkreis bis zu 10 m trägt das Männchen die *Cladophora*-Fäden zusammen, auch wenn sich in unmittelbarer Nestnähe *Cladophora* in großer Menge findet. Dies erinnert an die Gewohnheit vieler Vögel, das Material zum Nestbau aus weiter Umgebung herbeizutragen. Mit einem Ruck reißt das Männchen mit den Kiefern die Algenfäden ab und trägt sie direkt ins Nest, wobei man beobachten kann, daß sich der Fisch in seiner Umgebung ausgezeichnet zurechtfindet. Er hält sich dabei auf dem Wege zum Nest nie auf, um weitere *Cladophora*-Fäden abzureißen, auch wenn das Algenbüschel, das er im Munde trägt, sehr klein ist. In das auf einen Haufen zusammengetragene Algenmaterial werden immer wieder neue Bündel hineingestoßen, so daß ein Nest entsteht, dessen Durchmesser bis 20 und mehr Zentimeter betragen kann.

Die Form des Nestes kann am besten mit einem becherförmigen

---

[1] Meinem Freund und Kollegen WALTER RIPPER, der mir in liebenswürdiger Weise bei der Übersetzung dieser Abhandlung behilflich war, sei an dieser Stelle wärmstens gedankt.

Vogelnest verglichen werden, das in der Mitte ausgehöhlt ist, während außen die *Cladophora*-Fäden mit dem dicken und rauhen Thallus von *Cystosira* verfilzt sind (Abb. 3). Das Nest liegt gewöhnlich auf einem großen Stein; in einigen Fällen fand ich es neben einem Stein, manchmal

Abb. 1. *Crenilabrus ocellatus* FORSK. Männchen (nat. Gr.).

auch auf Sandgrund inmitten von Seegraswiesen (*Zostera*). In Fällen, wo die ganze Umgebung nur mit *Cladophora* bewachsen ist, besteht auch die Unterlage aus dieser grünen Alge (z. B. in Bakar an Stellen, wo Süßwasser in das Meer kommt), im Gegensatz zur gewöhnlich angetroffenen Cystosirenunterlage. Ich habe auch Nester gefunden, die ein schattiges Dach von *Cystosira* besaßen und eines fand ich sogar in einer Spalte des gemauerten Ufers. Es kommen übrigens auch noch andere abweichende Formen des Nestbaues vor.

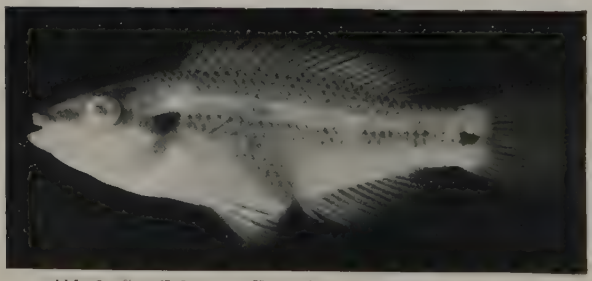


Abb. 2. *Crenilabrus ocellatus* FORSK. Weibchen (nat. Gr.).

Die becherförmige Gestalt des Nestes wird vom Männchen schon beim Bauen durch geregeltes Hineinstoßen von Algenbündeln erreicht, bzw. gewährleistet, und durch ständiges Schwimmen in kleinen Kreisen und Windungen bleibt das Nestlumen erhalten (Abb. 4). Nur wenn ich sehr nahe kam, verließ das Männchen das Nest, um rasch und sicher wieder zurückzukommen, sobald ich mich entfernte.

Wie andere Labriden, schwimmt auch diese Art verhältnismäßig schnell, nur durch Rudern mit den Brustflossen und mittels des hinteren, weichen Teiles der Rückenflosse. Die Schwanzflosse benützt der Fisch nur, wenn die Geschwindigkeit erhöht werden soll, z. B. wenn das Männchen das Weibchen einholen oder einen anderen, auch mitunter größeren Fisch, oder aber ein anderes Männchen aus der Nähe des Nestes wegtreiben will. Die Schwanzflosse wird auch dann zu Hilfe genommen, wenn sich der Fortbewegung ein größerer Widerstand entgegenstellt, also beispiels-

Abb. 3. *Crenilabrus ocellatus* Forsk. Nest von oben gesehen (1/2 nat. Gr.).

weise wenn das *Cladophora*-Büschel, das der Fisch im Maule trägt, zu groß ist. Es ist charakteristisch für das Nest von *Crenilabrus ocellatus* Forsk., daß das Nestmaterial während der ganzen Zeit der Benützung lebend bleibt und nicht abstirbt; die *Cladophora*-Fäden des Nestes beginnen sogar nach einigen Tagen weit auffallender grün zu werden, als die freie *Cladophora* der Umgebung. Wahrscheinlich spielt das grüne Nest eine sehr wichtige Rolle, besonders dort, wo die Umgebung arm an *Cladophora* ist. Da die Weibchen nicht wie das Männchen an das Nest gebunden sind, sondern in kleinen Schwärmen von 5—10 Individuen über der eintönig braunen Vegetation von *Cystosira* herumschwimmen,

bemerken sie schon von weitem den grünen Bau und nehmen ihn sofort als richtungbestimmendes Ziel ihrer Bewegung an [1].

Das Männchen sucht also nicht die Weibchen auf, sondern tritt erst in Aktion, wenn die Weibchen durch das Nest in seine Nähe gelockt sind. Dann beginnt wie beim Stichling die Jagd des Männchens nach dem Weibchen. Wenn eines der Weibchen nachgibt und in den Becher des Nestes eindringt, schwimmt das Männchen auf das Weibchen zu und bleibt über ihm wie schwebend stehen. Das Weibchen legt nun unter Zuckungen die Eier ab, während das Männchen mit ähnlichen Bewegungen von oben her befruchtet. Dies dauert bis zu einer Minute lang, hierauf verlassen beide den Becher des Nestes. Sodann schwimmt das Männchen fast immer weg und holt im Maule neue *Cladophora*-Fäden, mit welchen es die frisch abgelegten Eier zudeckt und diese auch noch tiefer hineinstößt. Oft aber muß es zuvor noch die Weibchen wegtreiben, welche, die Gelegenheit seiner Abwesenheit ausnützend, sich beeilen, möglichst viele der soeben abgelegten Eier zu fressen.

Nach vollzogener Eiablage und erfolgter Befruchtung verlassen beide das Nest, das Weibchen schwimmt weg, das Männchen jedoch schafft, wie schon oben erwähnt, weiteres *Cladophora*-Material herbei, das zur Abdeckung des vom ersten Weibchen gelieferten Laiches verwendet wird. Dann wird ein anderes Weibchen ins Nest getrieben; es erfolgt Eiablage, Befruchtung und Bergung der Eier in ähnlicher Weise, wie es für das erste Weibchen geschildert wurde. Dieser Vorgang wiederholt sich während des ganzen Tages.

Sehr oft findet sich auch beim Nest ein Individuum, welches sowohl nach Größe als auch nach Farbe die Mitte zwischen dem Männchen und dem Weibchen hält. Wie man aus nachfolgendem ersehen kann, handelt es sich hier ebenfalls um ein Männchen. Während das erste, große Männchen, von dem bisher immer die Rede war, andere ihm gleich große Männchen vertreibt, duldet es das kleinere Männchen in seiner Nähe. Weiter konnte ich in Trpanj folgendes beobachten: Während das erste große Männchen mit der Befruchtung der Eier beschäftigt ist, schießt das kleine Männchen oft für kurze Zeit ins Nest und scheint nach den beobachteten charakteristischen Zuckungen ebenfalls einen Teil der Eier „unbefugter Weise" zu befruchten. Als ich das erste größere Männchen fing, ergriff das zweite kleinere Männchen augenblicklich vom Nest Besitz,

[1] Ich beobachtete, daß ein Männchen, welches sein Nest an ein verkehrsreiches Ufer gebaut hatte, nicht von Weibchen besucht wurde, während immer eine große Anzahl Weibchen bei jenen Männchen anzutreffen war, deren Nester einige Meter vom Ufer entfernt angelegt waren. Nach einigen Tagen begann jenes nicht von Weibchen aufgesuchte Männchen das Nest abzutragen und baute mit demselben Material ein neues Nest, ebenfalls entfernt vom Ufer, aber auch entfernt von den anderen Nestern; bald begannen dann auch die Weibchen dieses Nest zu besuchen.

begann das Nest umzubauen, ruderte in ganz typischer Weise, worauf später noch näher eingegangen werden wird, mit den Brustflossen, vertrieb andere sich nähernde Fische, trieb die Weibchen und verhielt sich

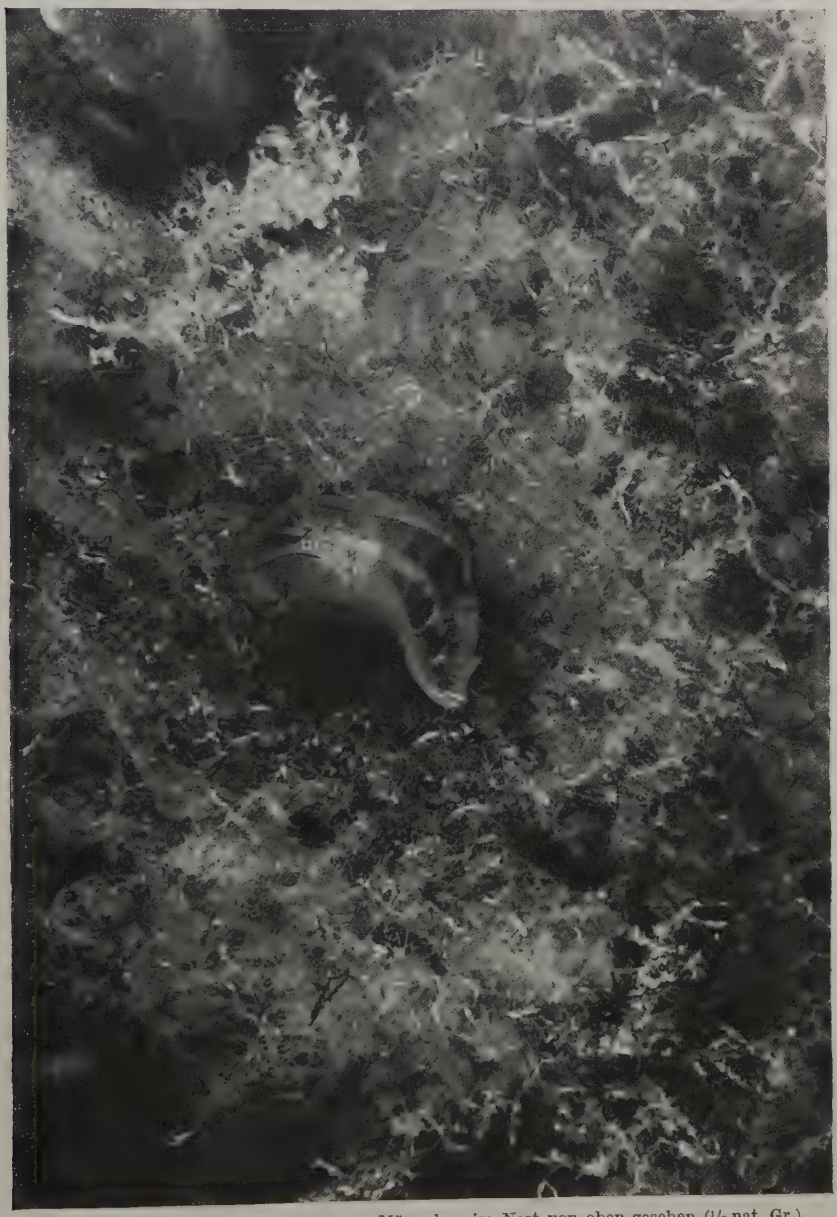


Abb. 4. *Crenilabrus ocellatus* Forsk. Männchen im Nest von oben gesehen (1/2 nat. Gr.).

überhaupt gleich dem ersten Männchen. Um weitere Beobachtungen anstellen zu können, ob dieses zweite kleinere Männchen auch bleibend alle Funktionen des ersten Männchens ausüben würde, fing ich dieses „Ersatzmännchen" nicht. Aber nach einigen Tagen war das Nest verlassen, weder das „Ersatzmännchen" noch Weibchen waren vorhanden.

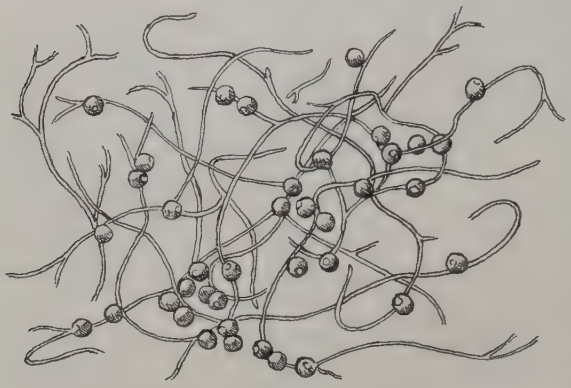


Abb. 5. *Crenilabrus ocellatus* FORSK. Eier an den *Cladophora*-Fäden. (Gezeichnet bei 10facher Vergr.)

Das Nest von *Crenilabrus ocellatus* FORSK. bietet auch hier ähnlich wie das des Stichlings den Eiern eine Unterlage und gewährt ihnen auch Schutz; dies werden wohl die bedeutendsten Funktionen des Nestes sein. Da alle von den verschiedenen Weibchen stammenden Eipartien vom Männchen mit *Cladophora*-Fäden verfilzt bzw. überdeckt werden, ist es unmöglich, der Eier am unverletzten Nest ansichtig zu werden. In einem Nest befinden sich ein paar hundert Eier; diese sind kugelig, gelblich, $^1/_2$ mm im Durchmesser und einzeln an *Cladophora*-Fäden angeklebt (Abb. 5). Wir haben es also hier mit einer verhältnismäßig kleinen Anzahl von Eiern zu tun, ähnlich wie beim Stichling, besonders wenn man in Betracht zieht, daß es sich hier um die Eier mehrerer Weibchen handelt. Diese geringe Zahl der Eier wird verständlich, wenn man bedenkt, daß den Eiern durch das Nest und durch die Anwesenheit des Männchens genügend Schutz geboten wird, so daß nur wenige der Eier zugrunde gehen. So finden wir dieselbe Erscheinung wie beim Stichling, daß nämlich *Crenilabrus ocellatus* FORSK. trotz der geringen Anzahl der Eier in der seichten Litoralzone sehr reich vertreten ist; von allen Labriden ist unsere Art neben *Crenilabrus pavo* CUV. jedenfalls in dieser Zone am zahlreichsten.

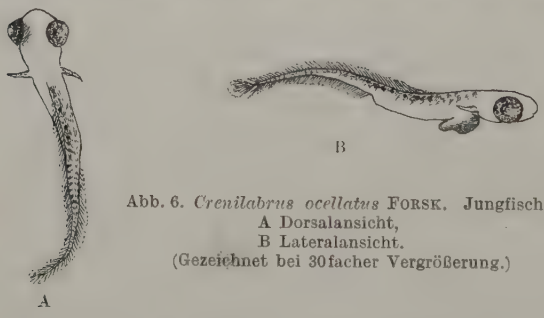


Abb. 6. *Crenilabrus ocellatus* FORSK. Jungfische.
A Dorsalansicht,
B Lateralansicht.
(Gezeichnet bei 30facher Vergrößerung.)

In dem Gewirr der *Cladophora*-Fäden des Nestes habe ich auch eben erst ausgeschlüpfte Jungfische gefunden; diese sind $1^3/_4$ mm groß, langgestreckt, schwach pigmentiert, mit großen schwarzen Augen und einem Dottersack (Abb. 6). Das Männchen und das Nest stellen offenbar, worauf schon früher hingewiesen wurde, einen gewissen Schutz für die Eier wie auch für die Jungfische dar. Wenigstens habe ich beobachtet, daß das Männchen das Nest auch nicht verläßt, wenn schon viele Jungfische ausgeschlüpft sind. Ich habe auch zweimal beobachtet (1928 und 1929), daß ein Männchen sein altes Nest verließ, in dem schon vor längerer Zeit viele Weibchen abgelaicht hatten, und daß es weiter entfernt ein neues Nest baute, welches wieder in gewohnter Weise von den Weibchen aufgesucht wurde. Dieses Männchen baute das alte Nest nicht ab, sondern kam oft zum alten Nest zurück und hielt sich dort kürzere Zeit auf, obwohl keine Weibchen hinzukamen. Dieses eigentümliche Verhalten brachte mich auf den Gedanken, daß in dem alten Nest noch Jungfische wären, welche vom Männchen besucht würden. Diese Annahme konnte ich in Martinšćica 1929 glücklich sicherstellen, wo ich tatsächlich in einem solchen alten Nest eine Menge von Jungfischen fand.

Abb. 7. *Crenilabrus*-Nest. Präparat im Zoologischen Museum in Zagreb. (Phot. Dr. Poljak.)

Es ist anzunehmen, daß dieses lebendige Nest von *Cladophora* noch eine andere Rolle im Leben unserer Fische spielt. Wir werden nicht irren, wenn wir die grüne *Cladophora*, aus der das Nest besteht, als Sauerstoffquelle ansehen, die ohne Zweifel die Atembedingungen der Brut günstig beeinflußt. Die entgegengesetzte Rolle bezüglich des Gashaushaltes der *Cladophora* muß dann dem Männchen, das sich den größten Teil des Tages im Nest aufhält, ferner den Jungen, wie auch den Eiern zugeschrieben werden, die mit den *Cladophora*-Fäden in noch engerer Beziehung stehen. Nur dieser innige Gasaustausch kann die vorher erwähnte Tat-

sache erklären, daß die *Cladophora* des Nestes grüner wird als die der Umgebung.

Bei unserem *Crenilabrus* finden wir, daß das Männchen, welches im Nest steht, oft sehr lebhaft mit den Brustflossen rudert. Es dürfte sich hier aller Wahrscheinlichkeit nach um eine Ruderbewegung handeln, deren Effekt mehr eine Reinigung des Nestes von mechanischen Partikeln ist, als um eine Sauerstoffaufreicherung des im Nestlumen befindlichen Wassers, die ohnehin schon durch die Anwesenheit der *Cladophora* bewirkt wird. Bei diesem Rudern werden die Bewegungen der linken und der rechten Flosse nacheinander ausgeführt, d. h. die Bewegungen der beiden Flossen erfolgen stets in entgegengesetzter Richtung. Dadurch entsteht bloß eine Strömung des umgebenden Wassers, während das Männchen an Ort und Stelle bleibt, bzw. seinen Körper etwas windet.

Die beschriebenen Nester von *Crenilabrus ocellatus* Forsk. habe ich an folgenden Stellen des adriatischen Meeres gefunden: Martinšćica bei Sušak, Bakar, Crikvenica, Zara, Biograd, Trpanj und Duba. Wann dieser Fisch zu laichen beginnt, konnte ich nicht feststellen, weil ich Ende Juni (früher konnte ich in den letzten Jahren keine Beobachtungen machen) meist schon fertige Nester vorfand.

E. Graeffe führt März, April und Mai als Laichmonate an, — merkwürdigerweise spricht er kein Wort über den Nestbau dieses Fisches[1], — während ich die Fische noch von Ende Juni bis über Mitte August beim Laichen beobachten konnte. Da ich dann das Meer verlassen mußte und bis zum letzten Tage die Nester in Funktion fand, konnte ich auch nicht feststellen, wann dieses eigenartige Nestleben endet. Eines kann man aber doch behaupten, nämlich, daß die Laichzeit dieser Fischart sehr lange dauert.

Offenbar im Zusammenhang damit und mit der wiederholten Ablage von Eiern in verschiedenen Nestern fand ich in den Weibchen Eier verschiedenster Größe und Reife. In Abhängigkeit von dieser langen Laichzeit dürfte auch die Tatsache stehen, daß beide Geschlechter während der Laichzeit sehr gefräßig sind, so daß man mit einer kleinen Angel, die mit einem Wurm, einer Meeresschnecke oder einem kleinen Krebs wie *Ligia* oder *Orchestia* beködert ist, die Fische sehr leicht fangen kann. Sobald ein Köder in Nestnähe gelangt, unterbrechen die Tiere ihre Beschäftigung im Nest und sogleich entsteht ein lebhaftes Gedränge um den Köder.

Alle erwähnten Angaben sind ausschließlich Resultate meiner direkten Beobachtungen im freien Meere, aber Zuchten und Beobachtungen

[1] Auch sonst fand ich in der Literatur keine Angaben über einen Nestbau oder eine Brutpflege bei *Crenilabrus ocellatus* Forsk.

von *Crenilabrus ocellatus* Forsk. in geeigneten Aquarien könnten vielleicht noch interessante Einzelheiten seiner eigentümlichen Fortpflanzungsverhältnisse aufdecken.

Literatur.

Graeffe, Ed.: Übersicht der Seetierfauna des Golfes von Triest nebst Notizen über Vorkommen, Lebensweise, Erscheinungs- und Fortpflanzungszeit der einzelnen Arten. IV. *Pisces* (Fische). Wien 1888. — **Griffini, Achille:** Pesci ed Anfibi la cui prole è affidata alle cure dei maschi. Boll. di Matem. e di Scienze fis. e natur. Bologna, **2** (1901). — **Kišpatić, Mišo:** *Ribe.* Prir. i kult. crtice pouč. knjiž. „Matice Hrvatske" **18**. Zagreb 1893. — **Steche, Otto:** Brehms Tierleben, Fische **3**, 4. Aufl. Leipzig und Wien 1914 und 1925.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Rostock.
Direktor: Professor Dr. Paul Schulze.)

DIE MECHANIK DER SYNDACTYLEN ZEHEN VON MACROPUS UND ANDEREN BEUTELTIEREN UND IHRE VERWENDUNG ALS PUTZORGAN.

Von

Richard Johannes Müller
(Sofia-Bulgarien).

Mit 95 Textabbildungen[1].

(Eingegangen am 30. Juli 1929.)

Inhalt.

Seite
Einleitung 154
Literatur 155
Material 156
Untersuchungen am Fuß von *Macropus* 158
A. Allgemeines 158
B. Knochen, Bänder, Gelenke, Krallen 158
Zusammenfassung 169
C. Muskulatur 169
Zusammenfassung 186
Untersuchungen am Fuß verschiedener didactyler und syndactyler Beuteltiere 189
A. Allgemeines 189
B. Knochen, Gelenke 195
C. Muskulatur 201
D. Zusammenfassung 202
Syndactylie und Ökologie 203
Syndactylie und Systematik 209
Zusammenfassung 212
Literaturverzeichnis 214
Erklärung der Abbildungen 217

Einleitung.

Bei der Mehrzahl der heute lebenden Beuteltiere finden wir die 2. und 3. Zehe des Hinterfußes von einem einheitlichen Integument eingeschlossen. Diese Erscheinung wird als Syndactylie bezeichnet. Die beiden Zehen, die durch ihre gemeinschaftliche Hülle, die allerdings zwei Krallen trägt, den Eindruck einer einzelnen Zehe erwecken, sind in ihrem inneren Bau, sowohl osteologisch als auch

[1] Die Zeichnungen ohne Verfasserangabe sind Originale.

myologisch, noch leicht trennbar. Es haben keinerlei Knochen- und Sehnenverschmelzungen stattgefunden.

Der allgemeinen Ansicht nach handelt es sich bei dieser Erscheinung um ein rudimentäres Organ. Brandes (1906) wies neuerdings, unabhängig von einer früheren ähnlichen Feststellung durch R. Owen (1865), auf die Tatsache hin, daß sich die Macropodiden stets mit diesen sehr kleinen Zehen, die den Boden nicht berühren, zu kratzen und zu putzen pflegen, und bezeichnete daher die syndactylen Zehen treffend als Putzhändchen. Auch widersprach er auf das Entschiedenste der Ansicht, daß diese beiden Zehen rudimentär geworden seien und als rudimentäres Organ einen Funktionswechsel erlitten hätten, sondern erklärte sie als eine Hemmungsbildung, die im Gegensatz zu der 4. und 5. Zehe annähernd die ursprüngliche Größe beibehalten hätten.

Ich bin Herrn Professor Dr. Brandes, bei dem ich mich verschiedentlich tiergärtnerisch betätigen durfte, dankbar, daß er mich auf das Problem der syndactylen Zehen der Beuteltiere aufmerksam gemacht hat, und bin seiner Anregung, diese Frage durch genaue anatomische Untersuchungen zu klären, gern gefolgt. Darüber hinaus habe ich auch den gegenseitigen Beziehungen der syndactylen und didactylen Beuteltiere überhaupt meine Aufmerksamkeit zugewandt und werde auch phylogenetische, ökologische und systematische Fragen, soweit sie mit der Fußbildung im Zusammenhang stehen, erörtern. Die ersten gründlichen Präparationen habe ich im Zoologischen Institut der Universität Leipzig unter Leitung von Herrn Professor Dr. Meisenheimer während der Semester 1924/25 bis 26/27 vorgenommen. Erst im Wintersemester 1928/29 konnte ich die durch tiergärtnerische Tätigkeit in den Zoologischen Gärten Sofia und Berlin unterbrochenen Studien wieder aufnehmen und ging zu diesem Zwecke an das Zoologische Institut der Universität Rostock, wo ich meine Arbeit unter Leitung von Herrn Professor Dr. P. Schulze im Sommersemester 1929 beendete. Meinen beiden hochverehrten Lehrern, in besonderem Maße Herrn Professor Schulze danke ich an dieser Stelle für die mannigfachen wertvollen Anregungen und Unterstützungen, die sie meiner Arbeit zuteil werden ließen.

Literatur.

Man sollte meinen, daß eine so auffallende und in einer Tiergruppe so weit verbreitete Erscheinung wie die Syndactylie in der Literatur entsprechend behandelt und bewertet worden sei. Jedoch ist in der sehr reichhaltigen und umfangreichen Beuteltierliteratur nur sehr wenig darauf eingegangen worden. Die Autoren begnügen sich, soweit sie Anatomen sind, lediglich mit der Feststellung der Erscheinung und Systematiker und Entwicklungsgeschichtler messen der Syndactylie nur einen untergeordneten Wert bei. Der weitaus größte Teil der älteren Arbeiten, bis etwa 1910, nimmt die Syndactylie lediglich als gegebene Tatsache hin, ohne den Versuch zu machen, sie zu erklären. Damit steht die noch heute geltende Beuteltiersystematik in engem Zusammenhang, die nur auf Schädel- und Gebißmerkmale Rücksicht nimmt und auf andere Körpermerkmale, wie die Syndactylie, kein besonderes Gewicht legt. Nur wenige Autoren der vielen anatomischen, biologischen und systematischen Spezialarbeiten, die die Syndactylie erwähnen, ziehen sie zu vergleichenden Betrachtungen heran. Hierher gehören in erster Linie die Arbeiten von L. Dollo (1899), ferner von Bensley (1903) und aus neuester Zeit von F. W. Jones (1923). Letztgenannter berücksichtigt in seinen Arbeiten zwar nur die australischen Beutler, schließt sich aber in der Hauptsache den von Dollo und Bensley vertretenen Ansichten an, die sich auf alle Beuteltiere beziehen. In den soeben genannten Werken wird der erste Versuch gemacht, sowohl die Syndactylie phylogenetisch zu erklären und zu begrün-

den, als auch die Zusammenhänge der Syndactylie mit ökologischen und systematischen Fragen zu behandeln. Jedoch wird merkwürdigerweise die Anatomie, speziell die Statik und Mechanik, ganz außer Acht gelassen.

Dollo ist der erste, der im Anschluß an seine Theorie, die Vorfahren aller Beuteltiere seien früher Baumbewohner gewesen, die Entstehung der Syndactylie mit dem Baumleben in Zusammenhang bringt und zu erklären versucht. Er ist der Ansicht, daß den baumbewohnenden Vorfahren der Beuteltiere die normal entwickelten, getrennten Zehen 2 und 3 beim Klettern hinderlich waren, da sie die Klammerwirkung des Hallux gegen die 4. und 5. Zehe behinderten. Beide seien nicht mehr verwendet, daher kleiner geworden und schließlich miteinander verschmolzen. Wenn Dollo es auch nicht ausspricht, so sieht er doch die Syndactylie phylogenetisch als eine Reduktionserscheinung an und mit ihm Bensley und Jones. Letzterer bezeichnet in seiner Arbeit (1923), unabhängig von Brandes, die syndactylen Zehen gleichfalls als Putzpfote. Er betrachtet ihre Verwendung zum Kratzen und Putzen aber als sekundär, da er sich bezüglich der Phylogenese der Syndactylie ganz der Dolloschen Ansicht anschließt. Immerhin legen Bensley und Jones schon bedeutend mehr Wert auf die Syndactylie. Dies ist erkenntlich aus dem Einfluß, den sie, besonders Jones, der Syndactylie auf die Systematik einräumen.

Weitere Spezialarbeiten werden an den betreffenden Stellen erwähnt.

Material.

Meinen Untersuchungen konnte ich ein umfangreiches Material an frisch eingegangenen Tieren der Zoologischen Gärten Dresden und Berlin und an Alkoholmaterial des Berliner Zoologischen Museums zugrunde legen. Ich möchte daher an dieser Stelle den Herren Professor Dr. Brandes vom Zoologischen Garten Dresden, Geh. Rat Professor Dr. Heck vom Zoologischen Garten Berlin und Dr. Pohle, Kustos der Säugetierabteilung des Berliner Zoologischen Museums für das mir feundlichst zur Bearbeitung überlassene Material meinen ergebensten Dank aussprechen, desgleichen Herrn Professor Dr. Jacobi vom Zoologischen Museum Dresden für die zur Verfügung gestellte Skelettsammlung seines Museums.

Von besonderem Werte waren die Beuteltierembryonen aus dem Berliner Museumsmaterial. Erstens konnte ich an ihnen verschieden alte Entwicklungsstufen der Syndactylie, speziell an verschiedenen Macropodiden, genau untersuchen, zweitens aber durch Querschnittserien der Hinterextremitäten die Ergebnisse meiner makroskopischen Präparate nachprüfen.

Den osteologischen Betrachtungen liegen folgende Skelette zugrunde, sämtlich aus dem Dresdner Zoologischen Museum:

Sarcophilus ursinus F. Cuv.
Notoryctes typhlops Strlg.
Didelphys marsupialis L.
Didelphys virginiana Kerr
Dasyurus viverrinus Shaw
Phascolomys latifrons Owen
Phalanger ursinus Temm. (2 ×)
Phalanger maculatus E. Geoff.
Phalanger orientalis Pallas
Phalanger ornatus Gray
Trichosurus vulpecula Kerr
Dactylopsila trivirgata Gray
Onychogale frenata Gould
Petrogale penicillata Gray
Macropus (*Thylogale*) *browni* Alst.
Macropus agilis Gould
Macropus ruficollis Desm.
Macropus rufus Desm. (2 ×)
Macropus giganteus Zimm. (2 ×).

Leider war es mir nicht möglich, Skelette von *Phascolarctus*, *Petaurus*, *Tarsipes*, *Hypsiprymnodon* und *Phascologale* zu bekommen. Gerade *Tarsipes* und *Hypsiprymnodon* wären als Zwischenstufen von Interesse gewesen. Ich mußte mich bei diesen Formen auf die Literaturangaben beschränken.

Für die myologischen Untersuchungen standen mir folgende Formen teils frisch, teils in Alkohol konserviert zur Verfügung:

Sarcophilus ursinus F. Cuv.	frisch
Phascologale penicillata Shaw	Z. M. Berlin
Dasyurus geoffroyi Gould	Z. M. Berlin
Perameles obesula Shaw	Z. M. Berlin
Perameles doreyana Quoy u. Gaim. (2 ×)	Z. M. Dresden
Isoodon nauticus (?) (2 ×)	Z. M. Berlin
Peragale lagotis Waterh.	Z. M. Berlin
Didelphys (*Philander*) *philander* L.	Z. M. Berlin
Didelphys (*Metachirus*) *opossum* Seba	Z. M. Berlin
Didelphys (*Metachirus*) *quica* Temm.	Z. M. Berlin
Phascolarctus cinereus Gray	Z. M. Berlin
Trichosurus vulpecula Kerr	frisch
Petaurus papuanus Thomas	Z. M. Berlin
Petauroides volans Kerr	Z. M. Berlin
Pseudochirus occidentalis Thomas (2 ×)	Z. M. Berlin
Pseudochirus cooki Desm.	Z. M. Dresden
Acrobates pygmaeus Shaw	Z. M. Berlin
Hypsiprymnodon moschatus Rams.	Z. M. Berlin
Petrogale lateralis Gould, juv.	Z. M. Berlin
Macropus rufus Desm., juv.	Z. M. Berlin
Macropus rufus var. (?) (2 ×)	frisch
Macropus giganteus Zimm., juv.	frisch

In dankenswerter Weise stellte mir das Dresdner Hygienemuseum Kaltinjektionspräparate der in den Zoologischen Gärten eingegangenen Macropodiden her.

Nachfolgende Embryonen verschiedenen Alters vervollständigen obige Reihe (sämtlich aus dem Zool. Museum Berlin):

Didelphys azarae Temm.
Didelphys spec. (?)
Didelphys tabascensis (?)
Perameles raffrayana Edw.
Phascolarctus cinereus Gray
Phalanger ursinus Temm.
Petaurus breviceps Waterh.
Lagorchestes conspicillatus Gould
Dorcopsis mülleri Schleg.
Halmaturus benettii Gould
Macropus browni Alst.
Macropus derbianus Gray
Macropus rufus Desm.

Von allen Embryonen wurden vollständige Querschnittserien durch die linke Hinterextremität hergestellt[1] und zur Kontrolle der Sektionen herangezogen.

[1] Das embryologische Material wurde folgendermaßen verarbeitet. Jüngere Stücke mit geringer Kalkeinlagerung wurden nach P. Schulze 1929 mit Diaphanol 3—6 Tage entkalkt, dann 1—2 Tage in 70proz. Alkohol ausgewaschen und darauf durch Aceton, Aceton-Benzol, Benzol in Paraffin übergeführt. Ältere Stücke mit stärkerer Kalkeinlagerung mußten 10—12 Stunden in 7proz. Salpetersäure entkalkt werden. Darauf wurden sie 24 Stunden in Natriumsulfit und 24 Stunden in Wasser ausgewaschen und in der oben angegebenen Reihenfolge weiter behandelt. Die Schnittdicke betrug je nach Beschaffenheit des Blockes 8—24 μ. Vorher angestellte Versuche ergaben, daß die Blöcke sich nur nach der von P. Schulze angegebenen Durchführung durch Aceton und Benzol schneiden ließen, während durch Alkohol geführte Stücke zu hart wurden. Daß trotzdem das Schneiden große Schwierigkeiten bereitete, dürfte an der meist mangelhaften Fixierung und dem hohen Alter des Materials liegen.

Untersuchungen am Fuß von Macropus.

A. Allgemeines.

Der Känguruhfuß scheint beim ersten Anblick nur zwei wohlausgebildete Zehen, die 4. und 5., zu tragen. Die medialwärts gelegenen syndactylen Zehen 2 und 3 machen zunächst ganz den Eindruck einer einzigen, dünnen, rudimentären Zehe, die zwei Krallen trägt. Genaue Beobachtung am lebenden Tier ergibt, daß diese — verkümmerten (?) — verwachsenen Zehen 2 und 3 stets nach oben gerichtet sind und mit ihrer Sohle medialwärts zeigen.

Die ungewöhnliche Länge von Unterschenkel und Fuß steht bei Betrachtung des ruhig sitzenden oder sich langsam bewegenden Tieres anscheinend in einem großen Mißverhältnis zu dem übrigen Körper. Durchmißt aber das Tier in großen Sprüngen, der hauptsächlichen Fortbewegungsart der Macropodiden, das Gehege, so versteht man sofort, daß die gewaltige Länge von Unterschenkel und Fuß sowie auch die von außen deutlich erkennbare Konzentration der Muskeln im proximalen Teil des Unterschenkels notwendig sind, um die für die großen Sprünge erforderliche Hebelwirkung zustande zu bringen. Obwohl über die Anatomie der Macropodiden schon verschiedentlich gearbeitet worden ist, besonders von Haughton (1867), Windle und Parsons (1898), Alezais (1901) und Petit (1925), muß ich doch die anatomischen Verhältnisse an Hand meiner Untersuchungen vollständig beschreiben, da es hier auf mehr Einzelheiten ankommt, als sie die bestehenden Arbeiten aufweisen.

B. Bänder, Knochen und Gelenke.

Der folgenden Beschreibung liegen Skelette von *Macropus giganteus*, *ruficollis* und *rufus* zugrunde.

Eine „nach Form“ (siehe Anmerkung) zusammengesetzte Hinterextremität eines Macropodiden zeigt außer der gewaltigen Längenentwicklung von Tibia, Fibula und Metatarsus sofort die merkwürdige Lage und Form der Bestandteile des 2. und 3. Strahles.

Die *Tibia* (Abb. 1, 2) ist ein lang und kräftig ausgebildeter Knochen. Infolge der proximalen Konzentration sämtlicher Unterschenkelmuskeln und dem dadurch relativ kleinen Ursprungsbezirk dieser Muskeln weist sie in ihrem proximalen Drittel die Bildung einer starken Crista sowie große rauhe Flächen auf, während die distalen zwei Drittel glatt und fast rund sind. Am stärksten ist die cranial gelegene Crista tibiae entwickelt. Sie springt am proximalen Ende der Tibia etwa 4—5 cm vor und nimmt erst gegen das zweite proximale Viertel hin ab. Die dadurch gebildete breite Cranio-lateralfläche der Crista tibiae und die gegen die Fibula ge-

[1] H. Virchow bezeichnet ein Skelett, das von einem in normaler, natürlicher Lage fixierten Körper hergestellt wird, als „nach Form“ zusammengesetzt (1926).

richtete Margo lateralis tibiae (Abb. 1) stellt eine tiefe, breite Grube dar, die proximal noch von dem vorspringenden Condylus lateralis tibiae überdacht wird, und bildet die Ursprungsfläche des Musc. tibialis anticus

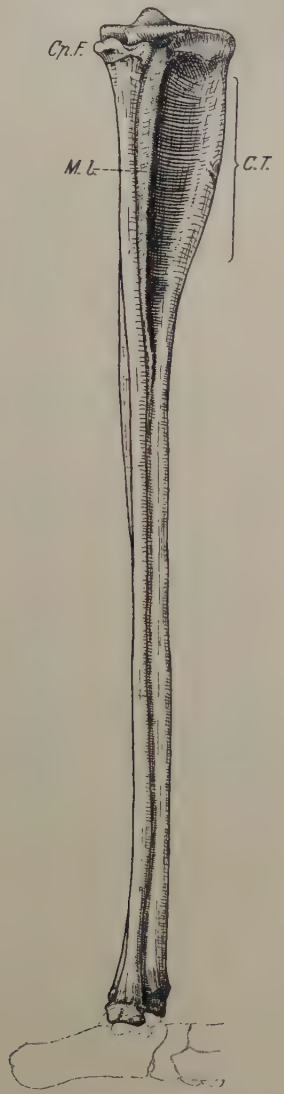


Abb. 1. *Macropus giganteus*, *Tibia* und *Fibula*, Lateralseite.

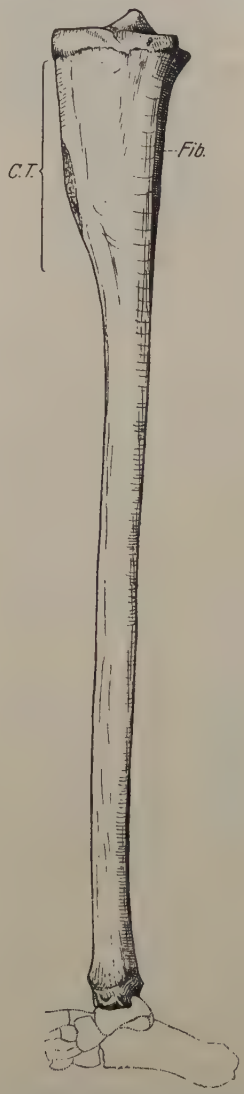


Abb. 2. *Macropus giganteus*, *Tibia* und *Fibula*, Medialseite.

und der drei Portionen des Musc. extensor digitorum pedis longus. An der Caudalfläche der Tibia und der Margo lateralis sind die Ursprungsbezirke des Musc. flexor digitorum pedis profundus und des Musc. tibialis

posticus. Die leicht gerundete glatte Medialseite dient keinem Muskel als Ursprung. Am distalen Ende ist lediglich der mit der dorsalen Gelenkfläche des Astragalus articulierende Malleolus tibiae etwas verbreitert und zeigt lateral eine kleine Gelenkfläche, an der die Fibula anliegt. Auch die *Fibula* (Abb. 1, 2), die der Tibia als dünner, proximal rundlicher, distal platter Knochen auf der Lateralseite anliegt, zeigt nur im proximalen Drittel rauhe Flächen, die Ursprungsgebiete der Mm. peronaei.

Ein Ligamentum interosseum ist nur im proximalen Viertel vorhanden, weiter distalwärts ist die Fibula mittels sehnigem Gewebe fest mit der Tibia verbunden. Dadurch wird eine Eigenbewegung ausgeschlossen. Am Ligamentum interosseum haben die Mm. tibialis posticus und flexor digitorum pedis profundus teilweise ihren Ursprung, desgleichen die Mm. peronaei, die außerdem noch an der sehnigen Verbindung von Tibia und

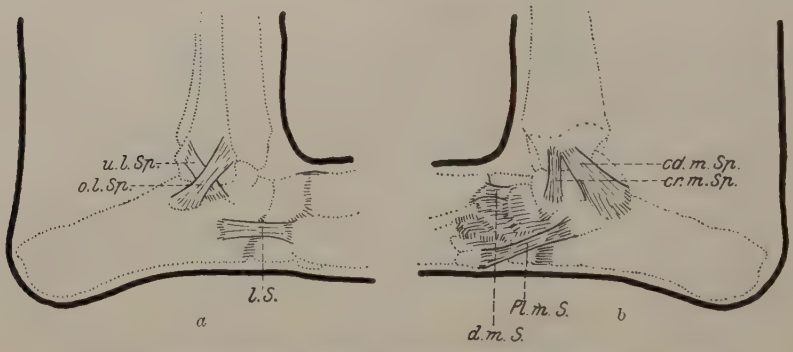


Abb. 3. *Macropus rufus*, Bänder des Sprunggelenkes, *a* lateral, *b* medial.

Fibula entspringen. Das Caput fibulae articuliert nur mit der Tibia, und zwar der distalen Fläche des Condylus lateralis tibiae. Der Malleolus fibulae articuliert direkt mit dem Astragalus und indirekt mit dem Calcaneus. Die Articulation von Fibula und Astragalus stellt nur eine laterale Vervollständigung des von Tibia und Astragalus gebildeten Scharniergelenkes dar.

Beide Unterschenkelknochen werden mit dem Astragalus und Calcaneus durch 4 Bänder fest verbunden.

1. Lateral an der Fibula (Abb. 3 a): Das eine Band geht von der caudalen Hälfte des Malleolus fibulae cranialwärts an den lateralen Gelenkhöcker des Calcaneus. Das andere Band kommt von der cranialen Hälfte des Malleolus fibulae, überkreuzt das vorige und geht caudalwärts an den lateralen Gelenkhöcker des Calcaneus.

2. Medial an der Tibia (Abb. 3 b): Das eine Band geht von der Mitte der Medialseite des Malleolus tibiae plantarwärts an die Mitte des medialen Höckers des Astragalus; das andere entspringt gemeinsam mit dem

vorigen, divergiert in caudalplantarer Richtung und endigt am caudalen Rand des Astragalus sowie medial auf dem Calcaneus.

Alle vier Bänder fixieren Tibia und Fibula seitlich weitestgehend im Sinne der nur in einer Richtung erfolgenden Gelenkbewegung. Weiter wird durch die beiderseits gekreuzt angeordneten Bänder Unterschenkel und Fuß zueinander im rechten Winkel ziemlich fixiert. Dadurch wird eine bessere Abfederung des Sprunggelenkes gewährleistet.

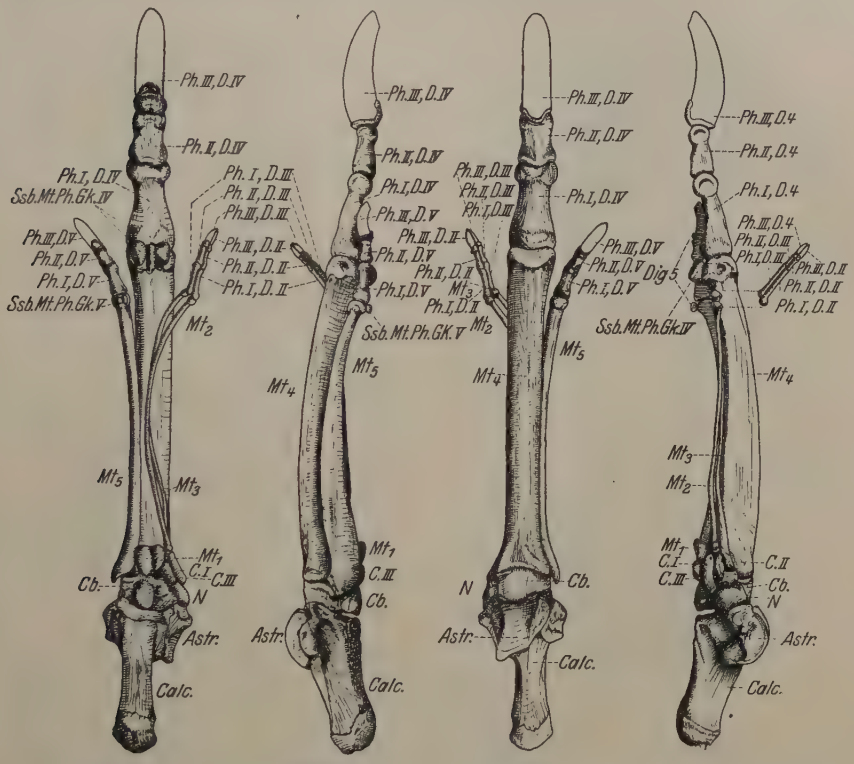


Abb. 4. *Macropus giganteus*, Fußskelett, Plantarseite.

Abb. 5. *Macropus giganteus*, Fußskelett, Lateralseite.

Abb. 6. *Macropus giganteus*, Fußskelett, Dorsalseite.

Abb. 7. *Macropus giganteus*, Fußskelett, Medialseite.

Der Tarsus (Abb. 4, 5, 6, 7) besteht aus Calcaneus, Astragalus, Cuboid, Naviculare und den Cuneiformes I, II, III. Von diesen ist der *Calcaneus* besonders lang und kräftig entwickelt. Dadurch erzielen die an seinem caudalen Ende ansetzenden Mm. triceps surae und plantaris eine größere Wirkung gegen den dorsal am Astragalus gelegenen Gelenksdrehpunkt. Die sehr rauhe plantare und caudale Fläche des Calcaneus ist Ansatzfläche des Musc. triceps surae und der Fersenverbreiterung des Musc. plantaris.

Der *Astragalus* ist mit seiner ganzen Plantarseite fest an den Calcaneus geheftet. Seine dorsale Fläche und der laterale Höcker des Calcaneus bilden das doppelte Scharniergelenk für Tibia und Fibula. Beide bilden auf der Caudal- und Medialseite einen tief eingeschnittenen Sulcus, der sich auch am Cuboid und Metatarsale I noch fortsetzt, zur Aufnahme der Sehne des Musc. flexor digitorum pedis profundus.

Die übrigen Tarsalia sind sowohl untereinander, als auch gegen die besprochenen und die Metatarsalia durch sehnige Überzüge und starke

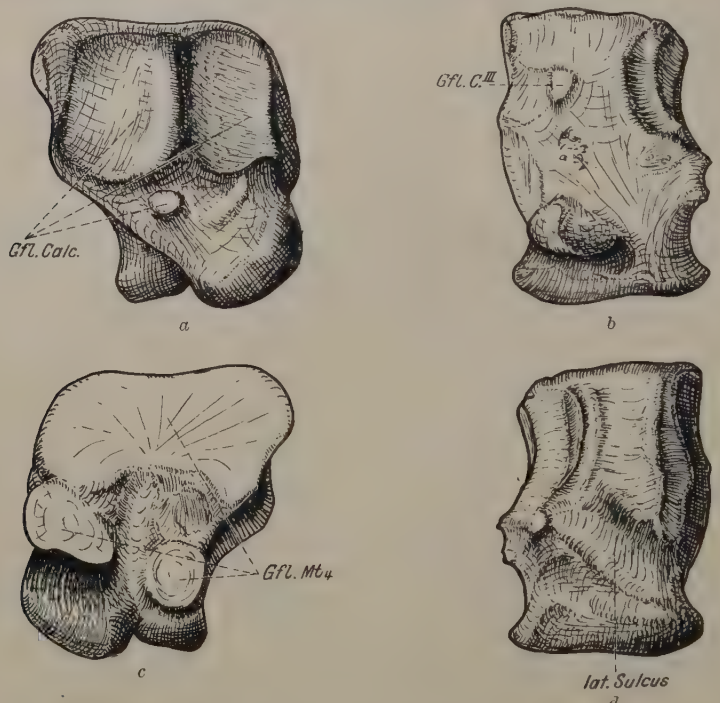


Abb. 8 *Macropus giganteus*, Cuboid; *a* proximal, *b* medial, *c* distal, *d* lateral.

Bänder so weit fixiert, daß jegliche Eigenbewegung unmöglich ist. Vielmehr ist die Gesamtwirkung des Tarsus die eines einzigen Knochens, der jedoch nicht als einheitliches Gebilde wirkt, sondern dank seiner Zusammensetzung aus den einzelnen Tarsalien einer gewissen Federung fähig ist.

Das größte und bedeutendste der Tarsalia ist das *Cuboid* (Abb. 4 bis 7, 8 a—d). Es stellt die Verbindung von Astragalus und Calcaneus zu dem Metatarsale IV direct und zu den Cuneiformes I—III sowie dem Metatarsale V indirekt dar. An Astragalus und Calcaneus ist es neben sehnigen Randüberzügen in der Hauptsache durch ein laterales (Abb. 3a),

zwei plantare und ein mediales Band (Abb. 3 b) befestigt, desgleichen durch starke sehnige Verwachsungen medial mit Naviculare und den

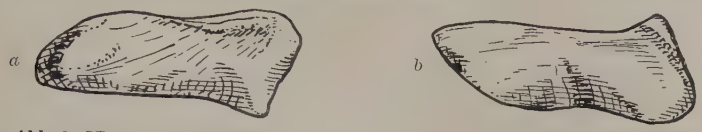


Abb. 9. *Macropus giganteus*, Cuneiforme I (Entocuneiforme); *a* lateral, *b* medial.

drei Cuneiformes und distal mit dem Metatarsale IV. Das laterale Band setzt sich distal über das Cuboid hinaus fort und endet am Metatarsale V. Weitere starke sehnige Verbindungen zwischen Naviculare und den Cuneiformes I—III und dem Metatarsale IV vervollständigen die Fixierung des Tarsus und des Tarso-Metatarsalgelenkes, wobei auf der Plantarseite noch das Rudiment des Metatarsale I einbezogen wird. In einigen Fällen konnte ich sogar zwischen

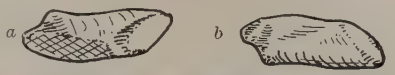


Abb. 10. *Macropus giganteus*, Cuneiforme II (Mesocuneiforme); *a* lateral, *b* medial.

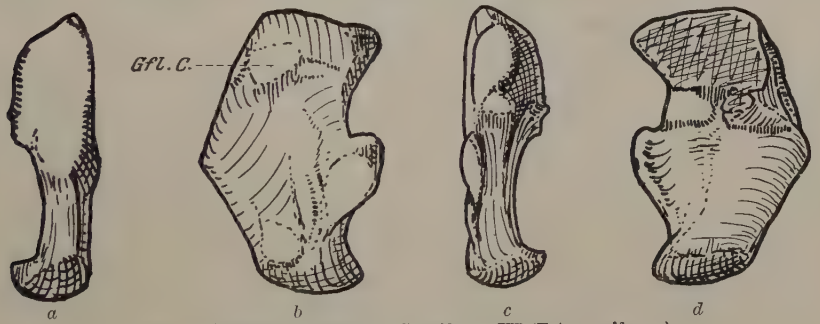


Abb. 11. *Macropus giganteus*, Cuneiforme III (Ectocuneiforme); *a* proximal, *b* lateral, *c* distal, *d* medial.

Cuneiforme II und Metatarsale III, sowie zwischen Cuneiforme I und II, knöcherne Verwachsungen feststellen.

Bemerkenswert ist die geringe Größe und völlig mediale Lage der *Cuneiformes* (Abb. 4, 9, 10, 11), besonders von Cuneiforme I und II, wobei letztere sogar übereinander gelagert worden sind, eine Folge der mächtigen Entwicklung des Cuboids und des Metatarsale IV. Das *Naviculare* (Abb. 12) ist kräftig entwickelt, sehnig fest mit dem Tarsusgefüge verbunden und stellt die mediale Verbindung der drei Cuneiformes zum Astragalus dar.

Abb. 12. *Macropus giganteus*, Naviculare; *a* medial, *b* lateral.

Da die einzelnen *Strahlen* so verschieden ausgebildet sind, bespreche ich den Metatarsus und die Phalangen zusammen.

Vom *Metatarsale I* (Abb. 4) ist nur noch ein plattes, abgerundetes Rudiment plantar am proximalen Ende des Metatarsale IV vorhanden. Es ist sehnig fest mit dem Tarsus und den Metatarsen verbunden und trägt plantar den Sulcus zur Aufnahme der tiefen Beugesehne. Von den übrigen Metatarsalia ist das *Metatarsale IV* (Abb. 4, 5, 6, 7) weitaus am stärksten. Es ist ein langgestreckter, schwach dorsal gebogener, etwa 2,5 cm im Querschnitt messender Knochen. Dies ist erklärlich, da doch trotz des verhältnismäßig gut ausgebildeten 5. Strahles die Fortbewegung nur durch die 4. Zehe geschieht. Es nimmt daher ihr Überwiegen nicht Wunder. Das Metatarsale IV übertrifft die anderen in der Länge rund um ein Achtel, und enthält im Volumen das 6—7 fache der anderen Metatarsalen. Infolge seiner schwachen dorsalen Durchbiegung wird die Elastizität des Knochens erhöht. Das Metatarsale IV articuliert ausschließlich mit dem Cuboid und hat die anderen Metatarsalia medialplantar verdrängt. Entsprechend kräftig sind auch die Phalangen des 4. Strahles ausgebildet (Abb. 4—7).

Wie ich nach Kenntnis der Bewegungsart erwartete, sind die Gelenke, sowohl das Metatarso-Phalangealgelenk, als auch die Phalangealgelenke trotz der starken Gelenkkapseln durch breite seitliche Bänder besonders gefestigt. Weiter bewirkt sowohl die aus den Abb. 4—7 hervorgehende Form der Phalangen und deren Gelenkflächen, als auch die Tatsache, daß die einzelnen Gelenke auf der Plantarseite durch Bänder fixiert sind, die, zu zweit an jedem Gelenk, jeweils von den seitlichen distalen Gelenkhöckern nach der Mitte des distal nächstfolgenden Knochens ziehen, daß die 4. Zehe im ganzen eine geringe dorsale Durchbiegung erhält. Der Erdboden wird an der Extremitätenspitze nur von den Sesambeinen des Metatarso-Phalangealgelenkes und der mit einer starken Kralle bewehrten Phalanx III des 4. Strahles berührt. Die dorsale Biegung der Phalangen unterstützt also die sonst von den Extensoren und Flexoren bewerkstelligte Abfederung der Extremitätenspitze. Dem Metatarsale IV gegenüber nehmen sich sowohl das gut ausgebildete Metatarsale V, als auch die beiden zarten, spangenförmigen Metatarsalia II und III wie verkümmerte Gebilde aus. Das seitlich stark abgeplattete proximale Ende des Metatarsale V (Abb. 5, 6) ist sehnig fest und unbeweglich mit dem Metatarsale IV verbunden und erhält außerdem einen großen Teil des lateralen Seitenbandes des Tarsus (Abb. 3 a).

Auffallend an den *Metatarsalia II, III* und *V* ist die besonders starke dorsale Durchbiegung. Beim Metatarsale V handelt es sich um eine dorsale Biegung unter gleichzeitiger, allmählicher Entfernung vom Metatarsale IV. Dieses Bestreben des 5. Strahles, sich vom 4. Strahl lateralwärts zu entfernen, zeigt sich auch in der Form der Phalangen und der

Gelenke. In jedem Gelenk ist deutlich eine sehr schwache Biegung nach der Lateralseite wahrzunehmen (Abb. 6). Dadurch erhält die 5. Zehe die aus den Skelettbildern und Schemas ersichtliche, abgespreizte Lage, die es ihr ermöglicht, als Balancierzehe zu wirken. Sie erfüllt damit die gleiche Aufgabe, wie die laterale Zehe des Straußenfußes, der ja auch nur aus der medialen Laufzehe und der lateralen Balancierzehe besteht. Dies tritt bei dem Studium der Muskulatur noch deutlicher hervor.

Die Metatarsalia des 2. und 3. Strahles (Abb. 4—7, 13, 14) sind zwei dünne zierliche Knochenspangen, die teils medial, teils plantar am Metatarsale IV liegen. Proximal sind beide normalerweise sehnig mit dem Metatarsale IV und den drei Cuneiformes verbunden. In den meisten Fällen (mit zwei Ausnahmen) mußte ich aber feststellen, daß das Metatarsale III sogar mit dem proximalen Ende des Metatarsale IV knöchern verwachsen war. Beide sind am proximalen Ende stark abgeplattet und senkrecht übereinander angeordnet, das Metatarsale III dorsal, das Metatarsale II plantar (Abb. 7). Sie ziehen zunächst, weiterhin flach und breit, bis an den medial-plantaren Rand des Metatarsale IV und kommen dann auf dessen Plantarseite zu liegen. Bis zur Mitte

Abb. 13.

Abb. 14.

Abb. 13. *Macropus giganteus*, Bestandteile des 2. Strahles; *a* Medialseite, *b* Dorsalseite. — Abb. 14. *Macropus giganteus*, Bestandteile des 3. Strahles; *a* Medialseite, *b* Dorsalseite.

des Metatarsus bleibt diese Anordnung bestehen, d. h. das Metatarsale II bleibt dorsal vom Metatarsale III. Die horizontale Durchbiegung auf der Plantarseite kann bis an den lateralen Rand des Metatarsale IV gehen.

In der distalen Hälfte des Metatarsus (Abb. 15 a—h) verändern beide ihre ursprüngliche Lage zueinander. Das Metatarsale II biegt schärfer medialwärts ab als das Metatarsale III und gelangt so, kurz vor dem distalen Ende, zunächst medial, am distalen Ende selbst sogar etwas dorsal, neben das Metatarsale III. Da das Metatarsale III etwas länger ist, kommt es, daß die distalen Gelenkköpfe beider nicht nebeneinander in einer Reihe mit denen der anderen Metatarsalia liegen, sondern nebeneinander in der Längsrichtung des Fußes, also hintereinander. Der Gelenkkopf des Metatarsale II liegt demnach proximal, der des Metatarsale III distal (Abb. 4). Also haben beide Knochen, abgesehen von der

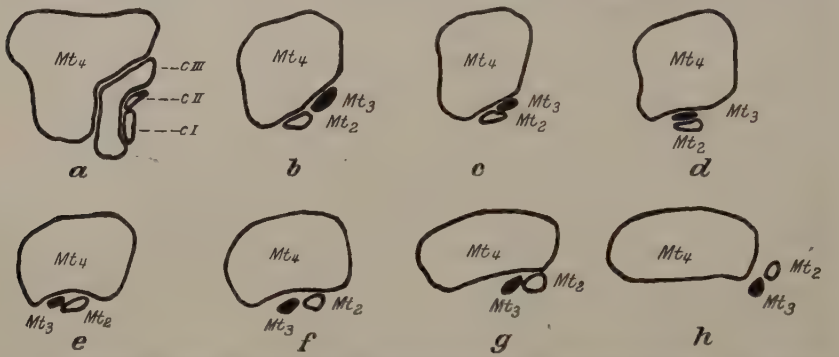


Abb. 15. *Macropus*, Schema. Schematische Querschnittserie durch die Metatarsalia II—IV, zeigt die Überkreuzung und laterale Durchbiegung der Metatarsalia II und III. Mt_2 = weiß, Mt_3 = schwarz.

Durchbiegung, eine Drehung in der Längsrichtung durchgemacht, die man im Effekt mit der Pronationsstellung der Unterarmknochen vergleichen kann. Da sie zunächst dorsal-plantar zueinander liegen, sich dann so weit drehen, daß sie am distalen Ende plantarlateral-dorsalmedial liegen, überkreuzen sie sich (Abb. 15) und vollführen eine Drehung um etwa 135°. Die Folge dieser Drehung und der damit verbundenen Verlagerung der distalen Gelenkköpfe, deren ursprüngliche Plantarseite jetzt genau nach der Medialseite zeigt, ist eine Lageveränderung der syndactylen Zehen 2 und 3.

Die Phalangen beider sind jeweils gleich lang (Abb. 16), jedoch wird eine zunächst bei ihrer schräg distal-dorsalen Richtung erwartete Längenungleichheit dadurch ausgeglichen, daß schon die distalen Enden der Metatarsalia hintereinander in einer Ebene, parallel zum Boden, liegen. Die Gelenke gleicher Phalangen dieser Zehen befinden sich daher stets hintereinander, ebenfalls parallel zu dem Metatarso-Phalangealgelenk. Dadurch scheint die distal liegende Kralle des dritten Strahles etwas län-

ger zu sein, erreicht sie doch bei den schräg nach oben gerichteten syndactylen Zehen die gleiche Höhe wie die Kralle des darüberliegenden 2. Strahles und wirkt, von oben gesehen, länger als diese. Aus diesem Grunde erreichen beide Krallen, die, wie ich später zeigen werde, speziell zum Kämmen eingerichtet sind, stets gleichzeitig die Haut bzw. das Fell.

Bei den syndactylen Zehen sind sowohl Metatarso-Phalangealgelenke, als auch Phalangealgelenke untereinander sehr verschieden (Abb. 13, 14, 16). Das Metatarso-Phalangealgelenk besteht bei beiden Strahlen, sowohl auf Seite der Metatarsalia, als auch der ersten Phalangen aus kugeligen Gelenkköpfen. Danach muß man erwarten, daß eine allseitige Bewegung möglich ist. Das ist nicht der Fall, da dieses Gelenk an beiden Strahlen einesteils von einer sehr starken und festen Gelenkkapsel um-

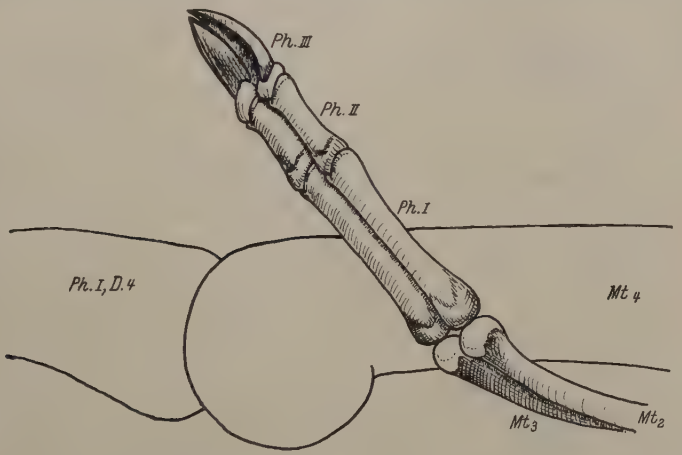


Abb. 16. *Macropus giganteus*, Skelett der syndactylen Zehen, nach Form aufgestellt.

geben ist, andernteils noch durch seitliche und zwischen den Knochen angeordnete starke Sehnenbänder so fixiert ist, daß es dank seiner Lage nur in lateral-medialer Richtung betätigt werden kann[1]. Begünstigt wird diese lateral-mediale Bewegungsrichtung durch den Umstand, daß die Phalangen der syndactylen Zehen durch sehniges Gewebe fest verbunden sind, sich also nicht gegenseitig verschieben und einzeln bewegen können. Die proximalen Gelenkteile (die Gelenkköpfe der Metatarsalia) stehen dagegen etwas voneinander ab. Nun articulieren die vereinigten Phalangen an diesen getrennten Metatarsalen, können daher nur eine Drehung um eine durch die beiden Gelenkköpfe der Metatarsalen II und III gedachte Achse ausführen.

Die Gelenke zwischen den Phalangen beider Zehen sind teif einge-

[1] Im folgenden ist die Bewegung der syndactylen Zehen, je nach der Richtung der Bewegung als Lateral- bzw. Medialflexion bezeichnet.

schnittene Scharniergelenke (Abb. 13, 14), die nur eine Bewegung in lateral-medialer Richtung zulassen. Die proximalen Gelenkflächen, die die Einkerbungen tragen, sind auf der Dorsalseite der Phalangen sehr weit herumgezogen. Dadurch ermöglichen sie, besonders im Nagelphalangengelenk, eine starke Dorsalflexion, die durch die Lage der Zehen sich als Lateralflexion auswirkt. Gelenkkapseln sind nicht weiter ausgebildet, doch werden die Gelenke von mehreren dünnen Sehnenbändern seitlich und teilweise sogar auf der Dorsalseite gefestigt.

Die plantar-laterale Durchbiegung der Metatarsalia II und III ist nach Feststellung der Drehung in ihrer Längsachse und der endlichen Lage der distalen Gelenkköpfe, sowie der daransitzenden syndactylen Zehen als mechanische Unterstützung letzterer anzusehen. Das nach Form aufgestellte Skelett (Abb. 16) zeigt die ungewöhnliche Lage der

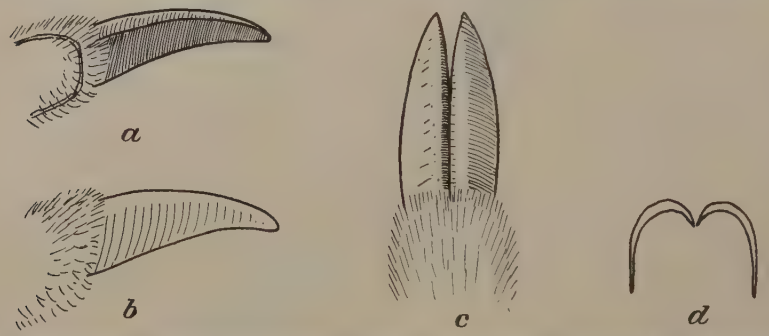


Abb. 17. *Macropus*, Krallen der syndactylen Zehen: *a* Innenseite (Lateralseite der 2. Zehenkralle des rechten Fußes), *b* Außenseite (Medialseite der 3. Zehenkralle des rechten Fußes), *c* Dorsalaufsicht, *d* Querschnitt, zeigt die scharfen starken Innenränder und die flachen, schalenartigen Außenränder.

2. und 3. Zehe. Wären die Metatarsalia II und III nicht in der angegebenen Weise durchgebogen, so könnten sie den in Tätigkeit befindlichen syndactylen Zehen, die doch in einer vom Fuß abweichenden Richtung funktionieren, keinen Rückhalt geben. So aber stellen die syndactylen Zehen die geradlinige Verlängerung in der Richtung der Metatarsalia dar wie dies auch bei allen normalen Zehen und Fingern der Fall ist. Dadurch behalten die zur Bewegung nicht verwandten Metatarsalia II und III ihren ursprünglichen Sinn als Ansatzknochen und Stützen der Phalangen.

Die *Krallen* der 4. und 5. Zehe sind stumpf und ihrer Verwendung entsprechend stark und massiv gebaut (Abb. 4—7). Ganz anders dagegen sind die Krallen der beiden syndactylen Zehen (Abb. 17). Klein und zierlich, scharf zugespitzt mit dünnen Schalen, lassen sie erkennen, daß sie mit dem Boden nicht mehr in Berührung kommen. Von der Seite betrachtet, stellen sie ganz gewöhnliche, ziemlich gekrümmte Krallen dar (Abb. 14 a, b). Sieht man sie aber von vorn an oder macht einen Quer-

schnitt (Abb. 17 d), so findet man, daß sie in ganz bestimmter Weise umgebildet und füreinander eingerichtet sind, so daß man sie, isoliert, für Mißbildungen halten müßte.

Die nach außen gerichteten Krallenwände beider Zehen sind dünn und breit und bilden zwei flache Schalen. Der Rücken der Krallen sowie der Innenrand sind stark und scharf. Im distalen Teil gehen die beiden Innenränder etwas auseinander (Abb. 17 c), so daß zwei Kammzinken entstehen, die starke und geschärfte Innenkanten besitzen. Die breiten, dünnen Außenwände beider Krallen, die an den Rändern nicht besonders geschärft sind, bewirken somit nur, daß ein von den Zinken gefaßter Parasit oder Schmutzpartikel nicht seitlich ausweichen kann, bevor die Krallen das Fell verlassen haben.

Zusammenfassung.

Die Betrachtung des nach Form aufgestellten Skelettes zeigt demnach zweierlei.

1. Zunächst ist das Extremitätenskelett für die den Macropodiden eigene springende Fortbewegungsweise speziell eingerichtet durch:

a) Vollständige seitliche Fixierung aller Gelenke vom Knie bis zur Extremitätenspitze.

b) Gänzliche Fixierung der einzelnen Tarsalia, die zusammen mit dem Metatarsale IV ein elastisches Ganzes bilden.

c) Stark verlängerte Hebelarme, einerseits der Unterschenkelknochen, andererseits des Calcaneus; letzterer ermöglicht dadurch eine starke Ausnützung der caudal an ihm ansetzenden Muskelkräfte bezüglich des dorsal am Astragalus gelegenen Gelenkdrehpunktes; desgleichen Verlängerung der übrigen Fußknochen.

d) Abfedernde Wirkung der 4. Zehe, die durch Form der Gelenke und Phalangen und Anordnung der Bänder erreicht wird.

e) Lateral abgespreizte Normallage der 5. Zehe, die dadurch zur Balancierzehe wird.

2. Die sonderbare Gestalt und Lage der syndactylen Zehen ist im Skelett bedingt durch Umformung und Umlagerung der Metatarsalia II und III, die nur so den nötigen Rückhalt für die medial um 90^0 gedrehten syndactylen Zehen geben können. Die Gelenke der syndactylen Zehen, einschließlich der Metatarso-Phalangealgelenke, gestatten nur Bewegungen in lateral-medialer Richtung.

Muskulatur.

Die Untersuchungen der Muskulatur stellte ich unter Zugrundelegung der menschlichen Anatomie von Rauper-Kopsch, Sobotta und der Vet.-med. Anatomie von Ellenberger-Baum (1920) sowie der verschiedenen

Lehrbücher der vergleichenden Anatomie an und verglich dann die Ergebnisse mit der Literatur, wobei ich hier nur die Arbeiten besonders zitiere, die von meinen Feststellungen abweichen.

Bei den 8 untersuchten Extremitäten von *Macropus giganteus*, *rufus*, *rufus* var. (zweimal) fand ich in 6 Fällen völlig gleiche anatomische Verhältnisse. Die restlichen 2 Extremitäten wichen nur in geringfügigen Einzelheiten von der Norm ab.

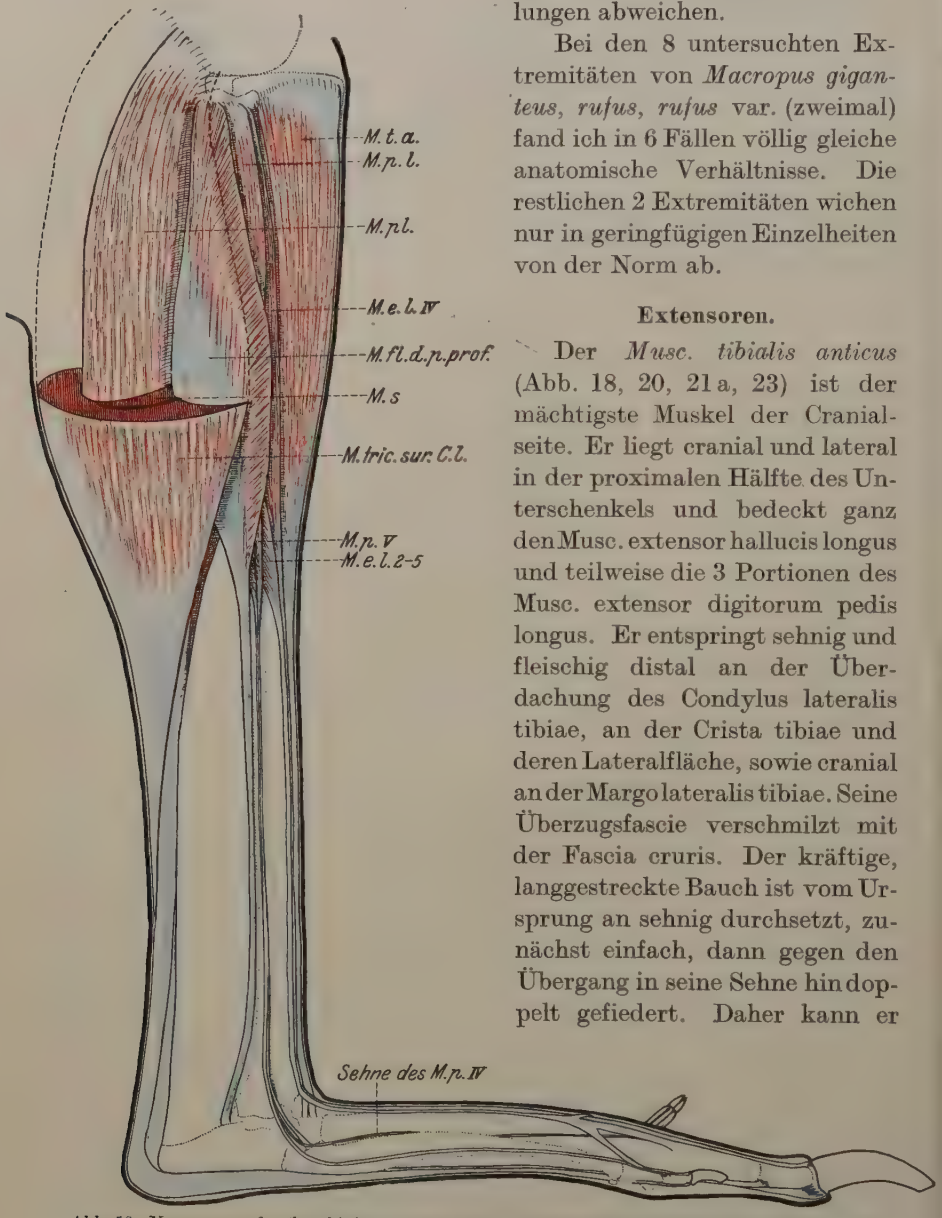


Abb. 18. *Macropus rufus* (kombinierte Zeichnung), Unterschenkelmuskulatur, Lateralseite. (Musc. tric. surae ist teilweise wegpräpariert.)

Extensoren.

Der *Musc. tibialis anticus* (Abb. 18, 20, 21a, 23) ist der mächtigste Muskel der Cranialseite. Er liegt cranial und lateral in der proximalen Hälfte des Unterschenkels und bedeckt ganz den Musc. extensor hallucis longus und teilweise die 3 Portionen des Musc. extensor digitorum pedis longus. Er entspringt sehnig und fleischig distal an der Überdachung des Condylus lateralis tibiae, an der Crista tibiae und deren Lateralfläche, sowie cranial an der Margo lateralis tibiae. Seine Überzugsfascie verschmilzt mit der Fascia cruris. Der kräftige, langgestreckte Bauch ist vom Ursprung an sehnig durchsetzt, zunächst einfach, dann gegen den Übergang in seine Sehne hin doppelt gefiedert. Daher kann er

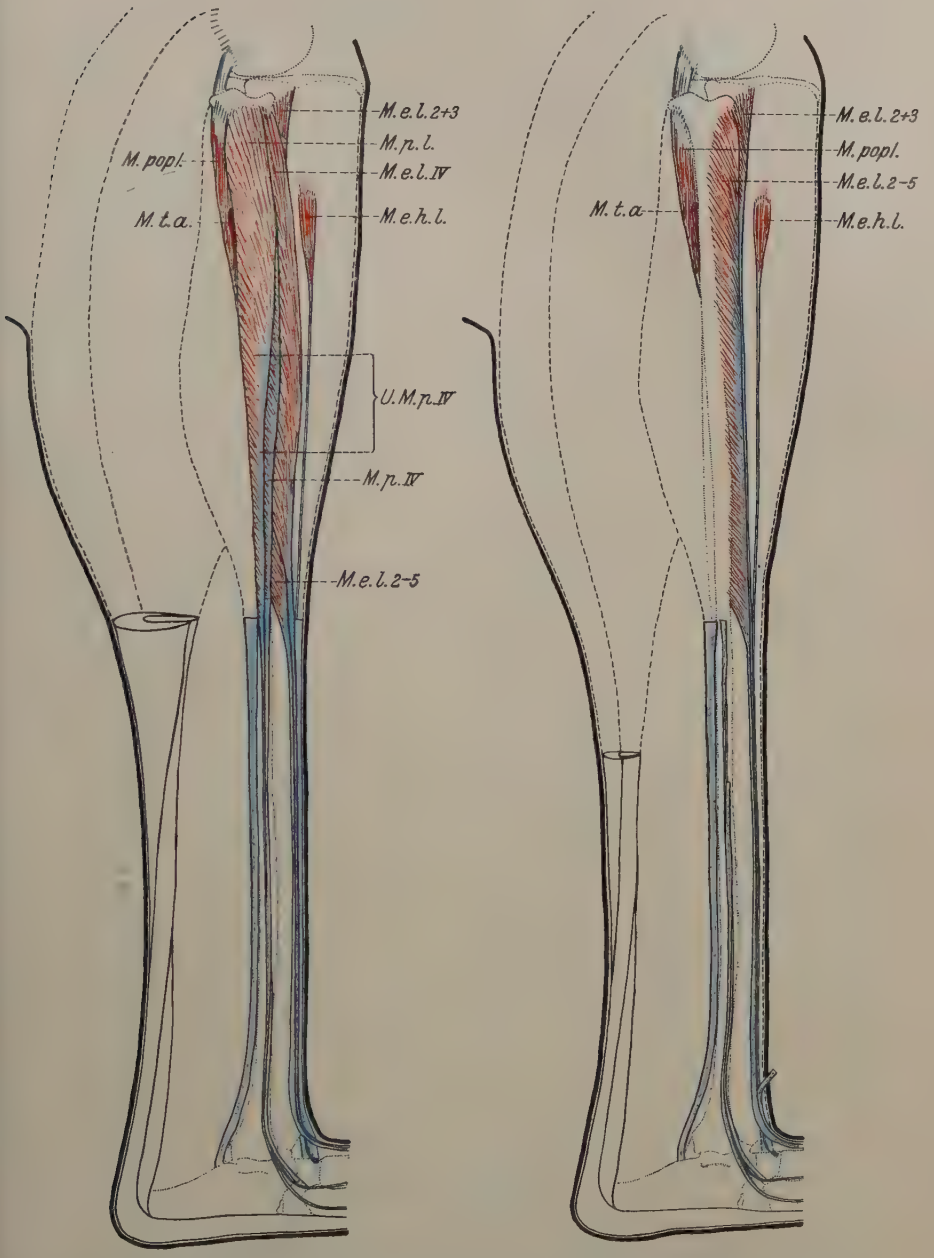


Abb. 19. *Macropus rufus*, Peronaen und lange Streckmuskulatur; *a* nach Entfernung des M. tibialis anticus und der Beuger, *b* nach Entfernung der Mm. peronei (kombinierte Zeichnung).

eine sehr kräftige, aber nur sehr kurze Zugwirkung ausüben. Die starke, breite Sehne läuft cranial an der Tibia distalwärts, teilt sich kurz vor Erreichung des Sprunggelenkes in zwei breite flache Sehnenstränge, die sich auf die Medialseite des Cuboids wenden (Abb. 20). Der proximale Strang inseriert am Cuneiforme III. Der distale Strang strahlt divergierend an die proximalen Enden der Metatarsalia II und III aus und verliert sich in dem sehnigen Überzug des Tarsus, wobei sich einzelne Fasern bis in die Gegend des Metatarsale I verfolgen lassen. In einem Falle teilte sich die Sehne am Sprunggelenk nicht in 2 Stränge, sondern strahlte mit etwa 12 Faserbündeln in die Gegend der Cuneiformes II und III aus. Haughton (1867) fand bei dem von ihm untersuchten Exemplar die Insertion nur an der Basis der Metatarsalia II und III.

Dank seiner kurzen Muskelfasern, die infolge der mehrfachen Fiederung im Innern des Muskels schräg zu dessen Verlauf liegen, kann der Musc. tibialis anticus zwar eine sehr kräftige, aber nur sehr kurze Zugwirkung ausüben. Mehr braucht er auch nicht, da seine Insertion sich doch in nächster Nähe des Sprunggelenkes befindet, auf das er als Antagonist des Musc. triceps surae einwirkt. Er wird von einem Zweig des Nervus fibularis innerviert.

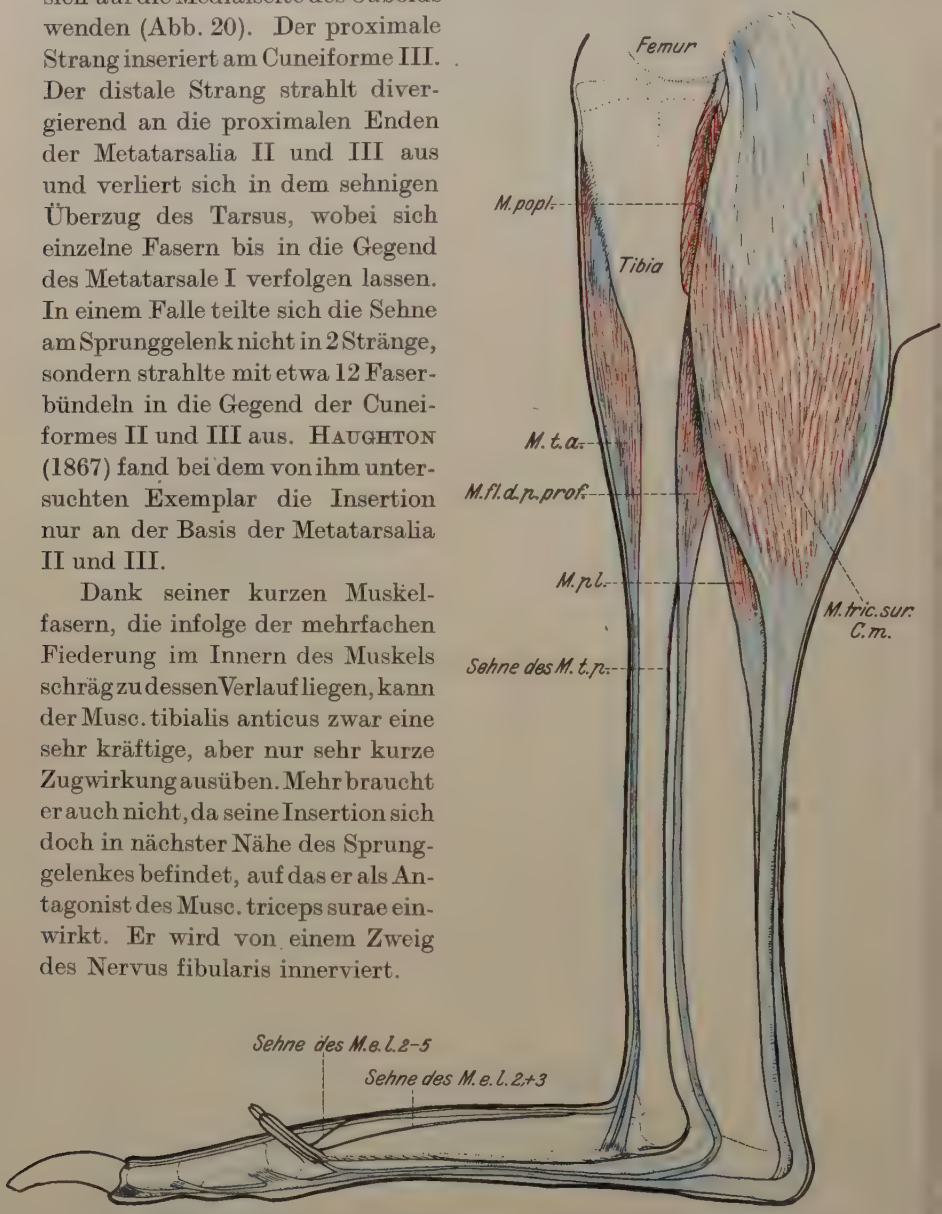


Abb. 20. *Macropus rufus*, Unterschenkelmuskulatur, Medialseite (kombinierte Zeichnung).

Im Querschnitt durch den Unterschenkel fällt die Lage der cranial gelegenen Muskeln, insbesondere des Musc. tibialis anticus, auf (Abb. 22). Während bei Equiden und Ruminantiern der Musc. tib. anticus verhältnismäßig schwach ist, die craniolaterale Seite der Tibia bedeckt und selbst zum größten Teil vom Musc. ext. dig. ped. longus und Musc. per. tertius bedeckt ist, überdeckt er bei den Carnivoren, denen der Musc. per. tertius fehlt, und bei den Primaten den Musc. ext. dig. ped. longus zum Teil. In sehr verstärktem Maße ist nun dies der Fall bei *Macropus*. Durch seine riesige Vergrößerung hat er die ehemals über ihm gelegenen Muskeln caudal und lateral verdrängt, soweit, daß er sie jetzt sogar zum größten Teil bedeckt [1].

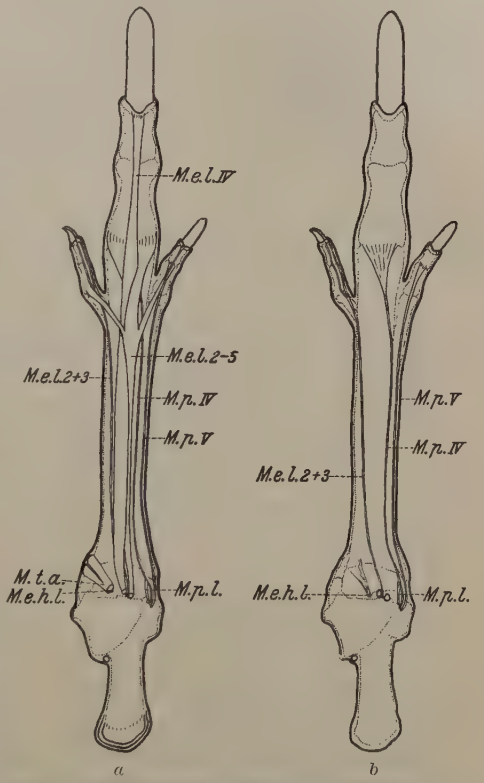


Abb. 21. *Macropus rufus*, Sehnen des Fußrückens (*a*), *b* nach Entfernung der Sehnen der Mm. ext. dig. IV, II—V und tibialis anticus.

Am distalen Ende des proximalen Unterschenkelviertels, zwischen dem Musc. tibialis anticus und der Tibia, letzterer aufliegend, fand ich einen sehr schwachen, kleinen Muskel (Abb. 19 a, b, 21 b, 23), etwa 4 cm lang und 1 cm breit. Ich spreche diesen auf Grund seiner Lage und Beschaffenheit als zurückgebildeten *Musc. extensor hallucis longus* an. Er entspringt sowohl von der Tibia als auch von dem caudalen sehnigen Überzug des Musc. tibialis anticus. Der rein fleischige Bauch geht in eine sehr dünne, zarte Sehne über, die zwischen der Sehne des vorbesprochenen und der Tibia distalwärts läuft, im Sprunggelenk an die Ober-

[1] Vorhandensein und Fehlen des Musc. peronaeus tertius ist so zu erklären, daß er kein selbständiger Muskel ist, sondern die Mittelfußportion des Musc. ext. dig. ped. longus darstellt. Darauf deutet der gemeinsame Origo mit dem Musc. ext. dig. ped. long. in der Fossa extensoria am lateralen Condylus ossis femoris und ferner die Tatsache hin, daß die Mittelfußportion des Musc. ext. dig. ped. long. (der sogenannte Musc. per. tertius) bei den Equiden der tiefe, rein sehnige Teil, bei den Ruminantiern und Omnivoren dər oberflächliche, ebenfalls fleischige Teil des langen Zehenstreckers ist.

fläche tritt und sich teilt. Der mediale Teil strahlt nach der Medialseite des Cuboids und verliert sich im sehnigen Überzug des Tarsus. Die wenigen Fasern des dünneren lateralen Teiles verschmelzen größtenteils mit der Sehne des Musc. extensor longus digitorum pedis II und III.

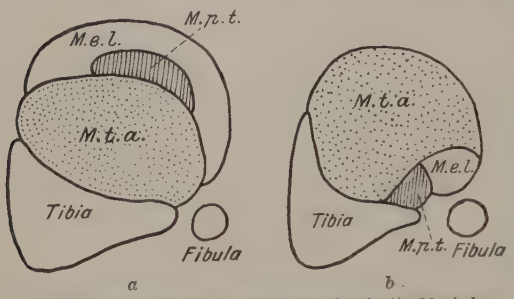


Abb. 22. Schematischer Querschnitt durch die Muskeln: Tibialis anticus, Extensor longus und Peroneus tertius bei *a* Equiden, *b* Macropodiden.

Die Innervierung erfolgt durch einen schwachen Nerven, der sich von dem Nerv des Musc. tibialis anticus abspaltet, diesen Muskel ganz durchbohrt und hier im proximalen Teil eintritt. Ich fand diesen Muskel zwar in keiner Arbeit beschrieben, es paßte auch keine Beschreibung eines anderen Muskels genau auf ihn, trotzdem kann ich ihn wegen seines regelmäßigen Vorkommens keinesfalls für eine Abnormität halten. Es ist aber anzunehmen, daß er in einem oder dem anderen Fall fehlen wird, weil er mit dem Musc. tibialis anticus verschmolzen ist.

Der verhältnismäßig schwach entwickelte Musc. extensor digitorum pedus longus besteht hier aus 3 Portionen, die alle nicht am Os femoris, sondern proximal an der Tibia und Fibula entspringen und die ich nach ihrer Funktion folgendermaßen bezeichnen möchte:

a) Musc. extensor longus digiti IV,

b) Musc. extensor longus digitorum II—V,

c) Musc. extensor longus digitorum II und III.

a) Der *Musc. extensor longus digiti pedis IV* (Abb. 18, 19 a, 21 a, 23) ist ein gut ausgebildeter, langgestreckter, sehnig durchsetzter Muskel in der proximalen Hälfte der Lateralseite des Unterschenkels. Er wird caudal begrenzt und von den Mm. peronaei und cranial vom Musc. tibialis anticus. Er selbst liegt auf den beiden anderen Extensorportionen. Er entspringt lateral am Capitulum fibulae und der zwischen ihm und den Mm. peronaei befindlichen Fascie. Desgleichen ist er innig mit der Überzugsfascie der von ihm bedeckten Extensoren verbunden. Er ist einfach-gefiedert, und seine Muskelfasern verlaufen cranio-distal. Seine zunächst mittelstarke Sehne verläuft cranial auf der Tibia, lateral von der Sehne des Musc. tibialis anticus in gemeinsamer Sehnenscheide mit dieser und den anderen Extensorensehnen. Im Sprunggelenk wendet sich die Sehne auf die Dorsalseite des Metatarsale IV und verbreitert sich fußspitzenwärts. Etwa 4 cm proximal des Metatarso-Phalangealgelenkes wird sie von der verbreiterten Sehne des Musc. extensor longus digitorum II—V teilweise bedeckt und von derem medialen Abzweig überbrückt (Abb. 21 a). Distal

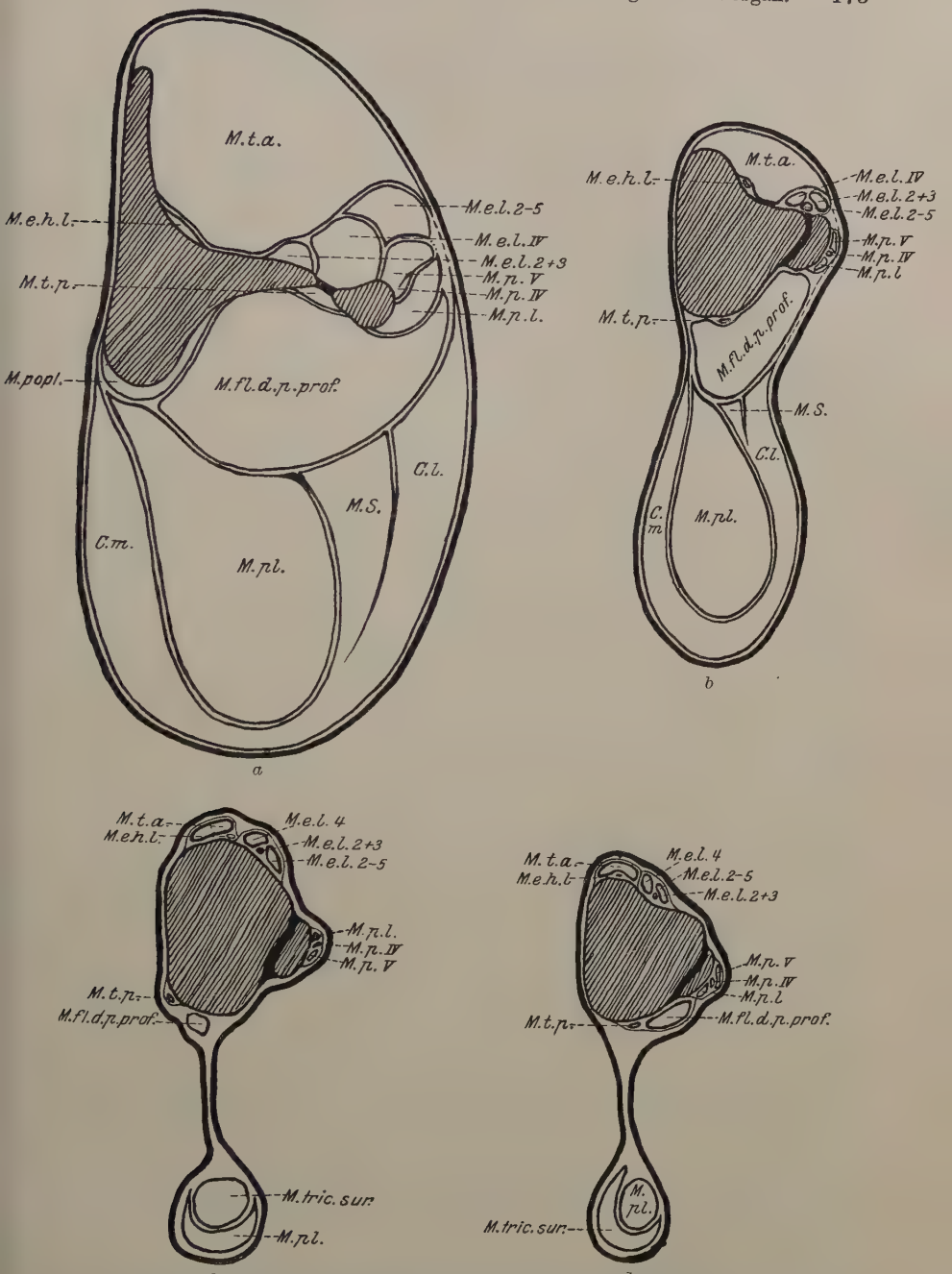


Abb. 23. *Macropus rufus*, Querschnitte durch die Unterschenkelmuskulatur, je am distalen Ende der vier proximalen Unterschenkelfünftel (kombinierte Zeichnung).

davon kommt sie, weiter stark verbreitert, auf den Mittelstrang der ebengenannten Sehne zu liegen und gibt Fasern an die Gelenkkapsel ab. Dann wird sie schmäler und inseriert proximal, dorsal an der Phalanx III der 4. Zehe.

Petit (1925) gibt für diese Sehne auch noch einen lateralen Abzweig zur 5. Zehe an, während Haughton (1867) die Insertion an den Nagelphalangen der 3. und 4. Zehe beschreibt.

b) Der *Musc. extensor longus digitorum pedis II—V* (Abb. 18, 19 a, b, 21 a, 23) ist ebenfalls langgestreckt, etwas schwächer als der vorige, liegt cranial am Ligamentum interosseum und der Fibula und ist bedeckt vom Musc. extensor longus digitorum IV.

Er entspringt rein fleischig an der distalen Fläche des Condylus lateralis tibiae, cranial am Capitulum fibulae, am proximalen Drittel der Fibula und am Ligamentum interosseum. Einfach-gefiedert, geht er an gleicher Stelle wie der Musc. ext. long. dig. IV in seine mittelstarke Sehne über, die lateral von dessen Sehne der Tibia aufliegt. Im Sprunggelenk geht sie auf die Dorsalseite des Metatarsale IV und verbreitert sich distalwärts, wobei sie die Sehne des Musc. ext. long. dig. IV teilweise bedeckt. Etwa 2 Finger breit proximal des Metatarso-Phalangealgelenkes teilt sie sich in drei verschieden starke Stränge (Abb. 21 a). Der mediale, schwächste Strang sendet einige Fasern an die Medialseite der Gelenkkapsel des 4. Strahles, überkreuzt die Sehne des Musc. ext. long. dig. II und III, verbreitert sich stark und inseriert in der ganzen Breite der Metatarso-Phalangealgelenke der 2. und 3. Zehe. Der stärkste, mittlere Strang strahlt, nachdem er unter die Sehne des Musc. ext. long. dig. IV getreten ist, in eine breite starke Sehnenplatte aus, die an der Metatarso-Phalangealgelenkkapsel gemeinsam mit der Sehne des Musc. peronaeus dig. IV inseriert. Der gut entwickelte laterale Zweig heftet sich mit einigen Fasern an das Metatarso-Phalangealgelenk der 5. Zehe, geht dann, plattrundlich, zehenspitzenwärts und inseriert in normaler Weise, proximal, dorsal an der Phalanx III der 5. Zehe.

c) Den *Musc. ext. long. dig. ped. II und III*, zugleich die am schwächsten ausgebildete 3. Portion, stellt ein kleiner fast dreieckiger Muskel dar, der distal des Condylus lateralis tibiae in der Grube, die durch die starke Aushöhlung der cranio-lateralen Seite des proximalen Tibiateiles und der Überdachung durch den Condylus lateralis tibiae gebildet wird, liegt und nicht länger als 5 cm ist (Abb. 19 b, 20, 21 a, b, 23). Er entspringt rein fleischig nur an der Tibia, und sein schwach gefiederter, sehnig fast nicht durchsetzter Bauch geht bald in die lange, sehr dünne Endsehne über. Diese liegt unter den beiden anderen Extensorensehnen in gemeinsamer Sehnenscheide. Erst im Sprunggelenk tritt sie zwischen ihren Begleitsehnen hervor und geht ebenfalls auf die Dorsalseite des Metatarsale IV. Hier unterkreuzt sie sofort die Sehne des Musc. ext. long. dig. IV medial-

wärts und läuft, sehnig dicht an das Metatarsale IV geheftet, fußspitzenwärts. Kurz vor dem Metatarso-Phalangealgelenk der syndactylen Zehen unterkreuzt sie noch den medialen Sehnenstrang des Musc. ext. dig. II—V, teilt sich dann sofort in zwei zarte Sehnen, je eine proximal dorsal an die Phalanx III der 2. bzw. 3. Zehe.

Dieser Muskel wird von Haughton (1867) und Windle-Parsons (1898) nicht erwähnt.

Alle drei Extensorportionen werden von Abzweigungen des Nervus fibularis innerviert, die im proximalen Drittel in die Muskeln eintreten.

Die drei eben besprochenen langen Zehenstrecken stellen zusammen den Musc. extensor digitorum pedis longus dar, der hier auf Grund der gänzlich verschiedenen Zehenfunktionen weitestgehende Veränderungen erfahren hat. Daß der Musc. ext. long. dig. II—V neben der normalen Insertion an der Phalanx III der 5. Zehe noch an den Metatarso-Phalangealgelenken der Zehen 2—4 inseriert, zeigt, daß hier sowohl Extremitätenspitze wie Metatarso-Phalangealgelenk als Bodenberührungspunkte infolge der springenden Fortbewegung, gleichmäßig versorgt und abgefedert werden.

Die in die Gelenkfascien und das Bindegewebe ausstrahlenden Fasern des medialen Stranges des Musc. ext. long. dig. II—V stellen eine Fixierung des Metatarso-Phalangealgelenkes der syndactylen Zehen dar. Tritt der lange Zehenstrecker in Tätigkeit, d. h. 4. und 5. Zehe werden dorsal gebogen, so müssen auch die syndactylen Zehen etwas angehoben werden, um nicht in Gefahr zu kommen, den Boden zu berühren. Dieses Anheben der syndactylen Zehen beim Laufen und Springen geschieht demnach durch Betätigung des Musc. ext. long. dig. II—V automatisch.

Demgegenüber können die syndactylen Zehen auch willkürlich dorsal, d. h. lateral gebogen werden, was bei der Putztätigkeit der Fall sein wird, da der Muskelbauch des Musc. ext. long. dig. II und III mit keinem der beiden anderen Zehenstrecker auch nur im geringsten verwachsen ist, also eine selbständige Bewegung gestattet. Ich fasse daher den Musc. ext. long. dig. II, III als eine Abspaltung des Musc. ext. dig. longus auf und nicht, wie einige der zitierten Autoren, als rückgebildeten Musc. ext. hall. long. mit veränderter Insertion.

Die Hauptfrage bezüglich des unter dem Musc. tibialis anticus gelegenen Muskels ist, ob er den Musc. ext. hall. long. oder den Musc. peroneus tertius darstellt. Für meine Annahme, daß es sich bei dem unter dem Tibialis ant. gelegenen kleinen Muskel um den Musc. ext. hall. long. und nicht um den Musc. per. tertius handelt, spricht die Tatsache, daß einige Fasern dieses Muskels mit der Sehne des Musc. ext. long. dig. II und III verschmelzen. Es ist meines Erachtens unwahrscheinlich, daß die Sehne des zurückgebildeten Musc. ext. hall. long. während des erst ziemlich spät eingetretenen Längenwachstums des Metatarsus von dem

noch rudimentär vorhandenen Metatarsale I fußspitzenwärts gewandert sei, um so mehr, als doch die für seine Insertion in Frage kommenden Zehen 2 und 3 schon auf Grund ihrer gänzlich veränderten Funktion eine starke Umbildung erfahren hatten und, wie sich aus der Betrachtung der Extensoren ergeben hat, obendrein bestens mit Sehnen versehen sind, die die für ihre Funktion nötigen Bewegungen ausführen können.

An der Lateralseite der Fibula liegen die Mm. peronaei.

a) Musc. peronaeus longus.

b) Musc. peronaeus digiti quinti=V.

c) Musc. peronaeus digiti quarti=IV.

a) Der caudal von den übrigen gelegene *Musc. peronaeus longus* (Abb. 18, 19 a, 21 a, b, 23, 24) ist der stärkste. Er ist sehnig durchsetzt und schlank, entspringt am Capitulum und der lateralen Fläche der Fibula, in der proximalen Hälfte. Seine schwache Sehne zieht auf der Lateralseite der Fibula, zunächst caudal, dann medial und schließlich cranial von den Sehnen der beiden anderen Peronaeen zum Sprunggelenk (Abb. 24), auf dessen Lateralseite sie distal-plantar abbiegt. Etwas verbreitert, gelangt sie in den tief eingeschnittenen Sulcus lateralis des Cuboids, wendet sich dann plantarwärts und inseriert sowohl an der Plantarseite des Cuboids als auch proximal-plantar am Metatarsale IV.

b) Der zweitstärkste ist der cranial vom vorigen gelegene *Musc. peronaeus dig. quinti* (Abb. 18, 19 a, 21 a, b, 23, 24), der teilweise vom Musc. ext. long. dig. IV und vom Musc. flexor dig. ped. profundus bedeckt wird. Er entspringt rein fleischig in der proximalen Hälfte der Fibula, lateral und cranial an dieser. Seine der vorigen gleichstarke Sehne zieht dieser entsprechend, d. h. zunächst cranial, dann lateral und schließlich caudal von den Sehnen der anderen Peronaeen (Abb. 24) in der gleichen Sehnenscheide zum Sprunggelenk. Von dort zieht sie auf der Lateralseite des Metatarsale V fußspitzenwärts, gleitet dorsal über das Metatarso-Phalangealgelenk der 5. Zehe und inseriert, verhältnismäßig stark verbreitert, proximal und dorsal an der Phalanx II dieser Zehe.

c) Der außerordentlich schwache *Musc. peronaeus dig. IV* (Abb. 18, 21 b, 23, 24) liegt als flacher, etwa 5 cm langer Muskel zwischen den beiden vorigen. Er entspringt erst am distalen Ende des proximalen Unterschenkeldrittels fleischig an der caudalen Überzugsfaszie des Musc. peronaeus dig. V (Abb. 24 a). Sein schwacher, platter Bauch geht in eine fadendünne Sehne über, die, zwischen den beiden anderen Peronaeensehnen gelagert, auf die Lateralseite des Sprunggelenkes gelangt. Dort tritt sie hervor, biegt fußspitzenwärts um und überkreuzt die Sehne des Musc. peronaeus longus vor deren Eintritt in den lateralen Sulcus des Cuboids (Abb. 19). Auf dem Metatarsus liegt sie in der dorsalen Rinne zwischen Metatarsale IV und V, durch sehniges Gewebe fest an das Metatarsale IV geheftet. Sie gleitet dann unter dem lateralen Strang des Musc. ext.

long. dig. II—V hindurch, gelangt am Metatarso-Phalangealgelenk IV unter den verbreiterten mittleren Strang des eben erwähnten Muskels und inseriert mit diesem gemeinsam dorsal, proximal an der Phalanx I der 4. Zehe. Alle drei Musculi peronaei werden von Ästen des Nervus fibularis versorgt, die sich distal von den zu den Extensoren ziehenden Nervenästen vom Hauptnerv abspalten. Die Nerven treten in der Mitte der Peronaeen in diese ein, wobei der Musc. per. dig. IV von einem Teil des den Musc. peronaeus dig. V versorgenden Nerven innerviert wird.

Der Musc. peronaeus longus wirkt ausgleichend gegenüber dem einseitig medial auf das Sprunggelenk einwirkenden Zug des Musc. tibialis anticus und stellt so eine gleichmäßige Belastung des Sprunggelenkes her. Die beiden Mm. peronaei IV und V haben hier in der Hauptsache ihre ursprüngliche Bedeutung, Strecker der Zehen zu sein, verloren, was sich in

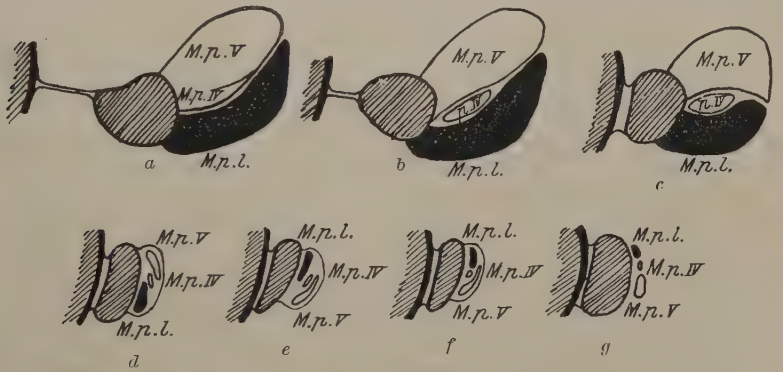


Abb. 24. *Macropus rufus*, schematische Querschnittserie durch die Mm. peronaei; *a* zeigt den Ursprung des M. per. dig. IV aus dem M. peroneus dig. V.

erster Linie an ihrer geringen Größe erkennen läßt. Sie wirken hier nur noch gemeinsam mit den langen Zehenstreckern, mit denen sie ja auch aponeurotisch teilweise verwachsen sind.

Im Zusammenhang hiermit ist auch die zunächst äußerst auffallende Erscheinung zu bewerten, daß sich die Sehnen der drei Mm. peronaei im Verlauf der distalen Unterschenkelhälfte um volle 180° umeinander drehen (Abb. 24 a—g). Diese Erscheinung tritt sonst nur dort auf, wo eine möglichst große Festigkeit der beteiligten Sehnen bei sehr geringer, räumlich kurzer Bewegungsmöglichkeit verlangt wird, so zum Beispiel bei den Ligg. collat. der Schnappgelenke an Ellbogen und Sprunggelenk schnellfüßiger Tiere. Analog sind die Verhältnisse bei *Macropus*. Alle drei Peronaeen setzen an verschiedenen Stellen des schon im Skelett weitestgehend fixierten Fußes zwecks weiterer Fixierung an. Keiner der drei Insertionspunkte macht größere Bewegungen. Die dabe auftretende Frage nach dem Ursprung der stattgehabten Drehung ist meines Erachtens dahin zu beantworten, daß die Muskelbäuche bzw. die Ur-

sprungsstellen der beiden größeren Mm. peronaei long. und dig. V sich aneinander verschoben haben. Dafür spricht, daß beide an der zwischen ihnen befindlichen Muskelaponeurose teilweise festgewachsen sind.

Nach Bronn (1850), Haughton (1867) und Petit (1925) sollen Insertionen des Musc. peronaeus longus am Metatarsale V, ja sogar an den Metatarsalen II und III vorkommen. Von den meinerseits untersuchten Stücken entsprachen 6 der vorangegangenen Beschreibung, die übrigen wichen nur in unwesentlichen Einzelheiten ab, z. B. in weiter ausgedehntem Ursprung oder in etwas proximal oder distal verschobener Insertion und in verschiedentlichen Anheftungen durch von den Sehnen ausgehende Fasern. Diese Unregelmäßigkeiten unterstreichen aber nur die Feststellung, daß es sich um Muskeln handelt, die eine gewisse Umbildung, in diesem Falle Rückbildung, erfahren haben.

Flexoren.

Wie man nach Kenntnis der Fortbewegungsart erwarten kann, sind die Flexoren besonders gut und voluminös entwickelt (Abb. 18, 20, 23). Von den 5 Muskeln auf der Caudalseite des Unterschenkels bewirken Musc. triceps surae, Musc. plantaris und Musc. flexor dig. ped. profundus ja allein die Beinbewegung, demgegenüber die beiden restlichen, Musc. tibialis posticus und Musc. popliteus, weit zurücktreten.

Der *Musc. triceps surae* (Abb. 18, 19 a, b, 20, 23) ist der bei weitem stärkste und umfangreichste. Er liegt caudal in der proximalen Hälfte des Unterschenkels und umschließt die anderen Beuger. Er wird teilweise von den Mm. biceps femoris, semimembranosus und semitendinosus bedeckt. Das stärkere Caput laterale (Abb. 18, 23), das den als Abspaltung deutlich erkennbaren Musc. soleus umschließt, entspringt rein sehnig, lateral am Kniegelenk, in der Hauptsache etwas proximal vom Condylus lateralis femoris, mit einer Anzahl einzelner Fasern jedoch auch vom geraden und lateralen Kniegelenksband. Kurz distal seines Ursprunges wird das Caput laterale vom Nervus fibularis und mehreren Gefäßen durchbohrt. Zwischen dem Caput laterale und den Mm. plantaris und flexor dig. ped. profundus liegt, leicht vom ersteren trennbar, der *Musc. soleus* (Abb. 18, 23), der hier nur in einer nicht vollständigen Abspaltung des Caput laterale besteht, denn er ist caudal mit einer starken Aponeurose, von der größtenteils seine Muskelfasern entspringen, an das Caput laterale geheftet. Seine cranialen Ränder sind frei. Außerdem entspringt er am Femur und am lateralen Kniegelenksband, dicht distal vom Ursprung des Caput laterale. Sowohl Caput laterale als auch Musc. soleus sind schwach gefiedert und in ihrem distalen Teil stark sehnig durchsetzt.

Das Caput mediale ist ein ungeteilter, mehrfach-gefiederter flacher Muskel, der rein fleischig, dicht proximal des Condylus medialis femoris entspringt und sich auf der Medialseite des Unterschenkels ausdehnt. Mit

dem Caput laterale ist das Caput mediale durch eine sehr starke Aponeurose verbunden. Beide Teile vereinigen sich in der Mitte des Unterschenkels zu einer starken Sehne, die, zunächst caudal gelegen, sich um die Sehne des Musc. plantaris windet und cranial von dieser caudal und plantar am Calcaneus inseriert. Die Innervierung geschieht durch den Nerv. popliteus. Haughton (1867) und Windle-Parsons (1898) erwähnen den Musc. soleus nicht.

Der langgestreckte *Musc. plantaris* (= Musc. flex. dig. ped. sublimis) (Abb. 18, 19, 20, 23, 25a) ist mächtig entwickelt, liegt caudal am Unterschenkel auf dem Musc. flex. dig. profundus und wird von dem Musc. triceps surae ganz eingehüllt, so daß er erst nach dessen Präparation sichtbar wird. Er ist anscheinend bei allen Tieren mit dem Musc. flexor brevis digitorum pedis verschmolzen. — Er entspringt rein sehnig im Kniegelenk am Femur, caudal und distal vom Ursprung des Caput laterale gastrocnemii. Der sehr starke, sehnig durchsetzte Bauch geht in der Mitte des Unterschenkels in eine sehr kräftige runde Sehne über, die zunächst cranial von der Sehne des Musc. triceps surae liegt. In der distalen Unterschenkelhälfte gelangt sie durch eine Lateraldrehung um die Sehne des Musc. triceps surae auf deren Caudalseite. Caudal und plantar am Calcaneus, über der Insertion des Musc. triceps surae, verbreitert sie sich kappenartig, convergiert wieder zu einer breiten, starken Sehne und verschmilzt mit der Fascia plantaris. Die Ränder der an der Ferse gebildeten Kappe heften sich am Calcaneus an und verstärken so die Wirkung des Musc. triceps surae. Auf ihrer Dorsalseite ist die Sehne durch viele Sehnenfasern mit dem Tarsus locker verbunden. Desgleichen strahlen plantar Fasern in die Sohle aus. Am proximalen Ende des Metatarsus gibt sie lateral eine starke Sehne ab (Abb. 25a), die am Metatarsale V entlang läuft und sich kurz vor dem Metatarso-Phalangealgelenk der 5. Zehe mit der zweiten lateralen Abzweigung der Plantarissehne vereinigt. Die starke, breite Hauptsehne zieht plantar am Metatarsale IV fußspitzenwärts und bedeckt in ihrem Verlauf die Sehne des Musc. flex. dig. profundus. Etwa 5 cm proximal vom Metatarso-Phalangealgelenk spaltet sie noch den oben erwähnten 2. lateralen Strang ab (Abb. 25 a), der gleichfalls an die 5. Zehe geht. Sie selbst verbreitert sich noch mehr, heftet sich mit zwei starken, seitlich abgezweigten kurzen Sehnen beiderseits an die Sesambeine des Metatarso-Phalangealgelenkes sowie proximal plantar an die Phalanx I der 4. Zehe, teilt sich am distalen Ende der Phalanx I, läßt die tiefe Beugesehne hindurchtreten und inseriert proximal, plantar beiderseits an der Phalanx II der 4. Zehe. Die beiden starken lateralen Abzweige an der 5. Zehe vereinigen sich und bilden eine Röhre (Abb. 25 a), durch die die Sehne des tiefen Beugers hindurchtritt. Dann inserieren sie in gleicher Weise wie der Hauptstrang, beiderseits plantar an der Phalanx II der 5. Zehe.

Es ist auffallend, daß die Plantarissehne keine Insertion an den syndactylen Zehen hat. Der Musc. plantaris wirkt also nur auf die 4. und 5. Zehe ein. Dies ist erklärlich, da doch die syndactylen Zehen dauernd vom Boden ferngehalten werden, also auch keine mit den anderen Zehen gemeinschaftliche Plantarflexion benötigen. Ich konnte lediglich einige zarte Sehnenfasern feststellen, die bis an die Metatarso-Phalangealgelenke der syndactylen Zehen zogen und dort ausliefen. Diese Fasern sind aber als Ausläufer der Fascia plantaris und nicht als Bestandteile der Musc. plantaris-Sehne anzusehen.

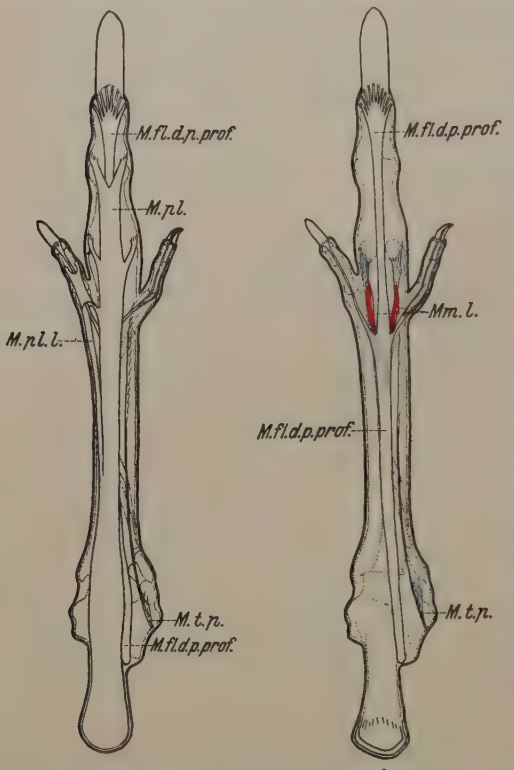


Abb. 25. *Macropus rufus*, Sehnen der Fußsohle (*a*), *b* nach Entfernung der Sehne des M. plantaris.

Der drittstärkste Muskel der Beugerseite ist der *Musc. flexor digitorum pedis profundus*, der hier sowohl den Musc. flexor tibialis als auch fibularis darstellt (Abb. 18, 20, 23, 25 b). Er liegt der Tibia und Fibula caudal auf, bedeckt den Musc. tibialis posticus und teilweise die Mm. peronaei. In seiner distalen Hälfte ist er stark sehnig durchsetzt und geht in der Mitte des Unterschenkels in eine starke runde Sehne über. Er entspringt, größtenteils fleischig caudal an der Tibia und deren Margo lateralis, ferner sehnig am Ligamentum interosseum, am Capitulum fibulae und zu einem großen Teil an der Caudalfläche der Fibula. Sein lateraler Teil ist deutlich gefiedert. Die Sehne zieht caudal an der Tibia, die des Musc. tibialis posticus überkreuzend, zur Caudalseite des Sprunggelenkes und gelangt in dem von Calcaneus und Astragalus, Cuboid und Metatarsale I gebildeten tiefen Sulcus auf die Plantarseite des Fußes, dorsal auf die Sehne des Musc. plantaris. Caudal am Sprunggelenk und innerhalb des Sulcus ist sie von starken Schleimbeuteln unterlagert. Etwa 4 cm vor dem distalen Ende des Metatarsale IV verbreitert sich die Sehne und gibt einen mittelstarken medialen und einen starken lateralen Ast ab

(Abb. 25 b). Der mediale Strang geht an die Metatarso-Phalangealgelenkkapseln der syndactylen Zehen, teilt sich in zwei, je einen für die 2. und 3. Zehe bestimmten Schenkel, die proximal, plantar an den dritten Phalangen dieser Zehen inserieren. Der laterale Strang gleitet durch die von den Sehnen des Musc. plantaris gebildete Röhre (Abb. 25 a) und inseriert proximal, plantar an der Phalanx III der 5. Zehe.

Der unvermindert starke Mittelteil der Sehne tritt plantar an die 4. Zehe, tritt an der Phalanx II unter der sie bis dahin bedeckenden Plantarissehne hervor, verbreitert sich am distalen Ende der Phalanx II und inseriert mit 12—15 sehr kräftigen, leicht trennbaren Strahlen (Abb. 25 b) proximal, plantar an der Phalanx III der 4. Zehe.

An der Abzweigstelle des medialen und lateralen Stranges entspringen die beiden *Mm. lumbricales* als zwei kleine rundliche Muskeln sehnig aus der tiefen Beugesehne (Abb. 25 b). Schon nach 2—3 cm gehen sie in eine dünne Sehne aus, die in das plantare Bindegewebe des Metatarso-Phalangealgelenkes und an die beiden Sesambeine ausstrahlen. Sie straffen die Sohlenballen des Metatarso-Phalangealgelenkes. Die Mm. lumbricales werden nur bei Cunningham (1878, 1882) und bei Carlsson (1913, 1914) erwähnt.

Die Innervierung erfolgt für den Musc. flex. dig. profundus durch einen starken Ast des N. popliteus, für die Mm. lumbricales durch Äste des N. plantaris, der auch die kurzen Sohlenmuskeln versorgt.

Der zu unterst gelegene, völlig vom Musc. flex. dig. profundus bedeckte *Musc. tibialis posticus* (Abb. 19, 20, 23, 25 a, b) ist sehr schwach entwickelt, aber durch seine Insertion von großem Interesse. Er entspringt etwa handbreit distal des Kniegelenks rein fleischig caudal an der Tibia und dem Ligamentum interosseum. Der flache, fleischige Muskelbauch geht schon nach etwa 4 cm in eine sehr dünne, platte Sehne über, die, zunächst noch unter dem Musc. flex. dig. profundus gelegen, in der distalen Hälfte des Unterschenkels auf die Medialseite der Tibia tritt (Abb. 20). Medial am Sprunggelenk biegt sie distalwärts um und spaltet sich in zwei Teile, deren dorsaler sich sofort in dem sehnigen Überzug des Tarsus verliert. Der plantare Strang läßt sich deutlich auf der Medialseite des Metatarsale IV bis an dessen distales Ende verfolgen. Während seines Verlaufes gibt er dauernd Sehnenfasern ab und verliert sich schließlich in der Nähe des Metatarso-Phalangealgelenkes (Abb. 25 a, b).

In zwei Fällen habe ich einwandfrei feststellen können, daß die letzten Ausläufer dieses plantaren Stranges auf der Lateral- und Plantarseite der 3. Zehe, bis an die Phalanx III sich erstreckten. Hat der Muskel auch infolge seiner schwachen Ausbildung auf den Tarsus keinen nennenswerten Einfluß, so können doch die bis an die Phalanx III der 3. Zehe laufenden Fasern, bei der Kleinheit der syndactylen Zehen, einen verhältnismäßig starken Medial- bzw. Distalzug ausüben. Der Musc. tibialis posticus ver-

stärkt in diesem Falle die Wirkung des Musc. flex. dig. profundus. Bei einem halbjährigen Hirschkänguruh teilte sich die Sehne im Sprunggelenk nicht, sondern strahlte plantar-distal auf dem Cuboid, Naviculare und den Cuneiformes aus, teilweise über die Insertionsstellen des Musc. tibialis anticus hinweg. Die Innervierung erfolgt durch einen Zweig des den Musc. flex. dig. profundus versorgenden Nerven.

Petit (1925) stimmt mit meiner Ansicht überein, wohingegen Windle und Parsons (1898) einen Musc. tibialis posticus gar nicht erwähnen und Haughton (1867) ihn als Musc. flex. hall. proprius anführt. In demselben Zusammenhang bringen diesen Muskel Macalister (1870, 1872), Young (1882) und Thompson (1905).

Der Vollständigkeit halber sei noch der *Musc. popliteus* erwähnt (Abb. 19, 23). Er liegt als starker, fleischiger, dreieckiger Muskel caudal, proximal an Tibia, Fibula und Kniegelenk und ist in seinem proximalen Teil stark sehnig durchsetzt. Er kommt etwa in Handbreite rein fleischig von der Caudalfläche der Tibia, dem Ligamentum interosseum, ferner noch in geringem Maße vom Capitulum fibulae, convergiert proximalwärts und heftet sich mit seiner sehr starken Sehne an den Epicondylus lateralis femoris an. Er wird vom Nervus popliteus innerviert.

Die von Windle und Parsons (1898) und Petit (1925) angegebene Spaltung in zwei leicht trennbare Teile habe ich nur in einem Falle, und auch nur teilweise finden können. Windle und Parsons bezeichnen diesen zweiten Teil, der entgegengesetzt, d. h. distalwärts convergieren soll, als Musc. rotator fibulae. Es war mir an Hand meines Materials nicht möglich, dies nachzuprüfen.

Am Fuße sind im ganzen nur 5 Muskeln, und zwar auf der Plantarseite, zu finden, alle für die Fortbewegung von untergeordneter Bedeutung.

Die Dorsalseite des Fußes ist unter Einbeziehung der Extensorensehnen sehr stark sehnig überzogen und verspannt. Dies macht sich besonders in der Gegend der Metatarso-Phalangealgelenke bemerkbar. Dort ziehen von der stärksten Gelenkkapsel des 4. Strahles einige Fasern an die des 5. Strahles, dagegen strahlen an die Gelenkkapseln der syndactylen Zehen in distaler, medialer und rücklaufend in proximaler Richtung eine Menge Sehnenfasern aus, die die 2. und 3. Zehe in ihrer charakteristischen aufrechten Lage fixieren. Die Stränge des Musc. ext. dig. II—V und des Musc. ext. long. dig. II, III sind auch in diesen sehnigen Strahlen eingebettet und senden ihrerseits gleichfalls Sehnenfasern aus, so daß eine sehr gute Haltevorrichtung der syndactylen Zehen geschaffen wird.

Auf der Plantarseite finden wir die 5 verschiedenen Fußmuskeln, von denen 2 zur 5. Zehe und je einer zu den Zehen 2—4 ziehen (Abb. 26 a, b). Davon liegen die zur 5. Zehe gehenden am weitesten plantar, direkt auf der tiefen Beugesehne, dorsal von diesen beiden der kurze Beuger der

4. Zehe, und dorsal von diesem die beiden kurzen Beuger der 2. und 3. Zehe.

Der *Musc. flexor brevis digiti V* (Abb. 26 a) liegt plantar auf den übrigen. Er entspringt schmal, rein sehnig, auf dem festen sehnigen, plantaren Überzug des Tarsus und proximalen Metatarsale IV und wendet sich lateralwärts an das Metatarso-Phalangealgelenk des 5. Strahles. Der gegen die Insertion hin etwas verbreiterte Muskel ist deutlich nach seiner Lateralseite hin gefiedert und setzt sich auch hauptsächlich an dieser Seite in eine starke Sehne fort, die lateral-plantar an der Phalanx I, mit einigen Fasern noch an der Phalanx II der 5. Zehe inseriert. Die in Verlängerung des medialen Muskelrandes ausgebildete Sehne ist nur schwach, inseriert medial an der Phalanx I der 5. Zehe und dient lediglich als Anheftung des distal verbreiterten Muskelbauches. Dadurch wirkt der Musc. flexor brevis dig. V als Abductor der 5. Zehe. Die Bewegung wird durch die doppelte Insertion allerdings nicht rein seitlich, sondern lateral plantar. Die 5. Zehe wird also, wenn der Musc. flexor brevis dig. V in Tätigkeit tritt, lateral abgespreizt und gleichzeitig auf den Boden gepreßt. Im Zusammenhang mit den bei der Skelettbesprechung gefundenen Tatsachen ermögilcht der Musc. flexor brevis dig. V der 5. Zehe ihre Funktion als Balancierzehe.

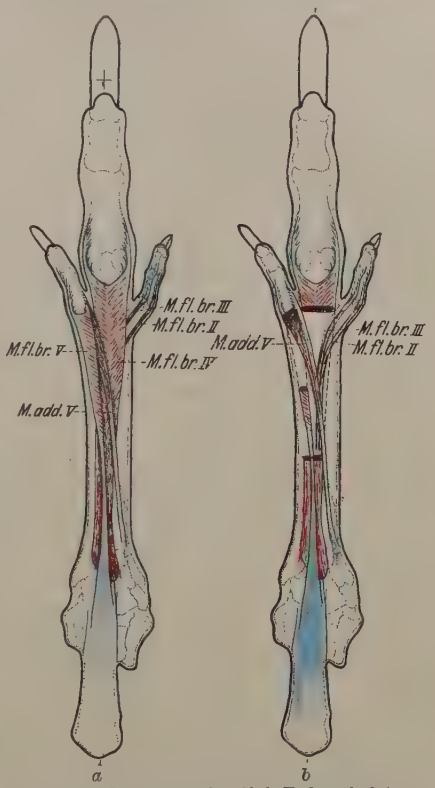


Abb. 26. *Macropus rufus*, tiefe Fußmuskulatur. *a* Plantaraufsicht nach Abheben der tiefen Beugesehne, *b* nach teilweiser Entfernung des M. flex. brevis dig. V und des M. flex. brevis dig. IV.

Teilweise bedeckt von dem vorbesprochenen Muskel liegt der *Musc. adductor dig. V* (Abb. 26 a, b), ein gleichfalls schmaler einseitig gefiederter, stark sehnig durchsetzter Muskel. Er entspringt proximal plantar auf den Metatarsen II und III und zieht lateralwärts schräg über den Metatarsus zur 5. Zehe. Seine kurze distale Verbreiterung geht in eine ziemlich starke Sehne über, die medial am Metatarso-Phalangealgelenk und der Phalanx I der 5. Zehe inseriert, gemeinsam mit der dünnen medialen Sehne des Musc. flexor brevis dig. V. Er adduziert die

5. Zehe, übt aber infolge seiner medialen Insertion einen rein seitlichen Zug aus.

Der stärkste der kurzen Fußmuskeln, plantar teilweise von den beiden vorigen bedeckt, ist der *Musc. flexor brevis dig. IV* (Abb. 26 a, b), ein kräftiger, sehnig durchsetzter, doppeltgefiederter Muskel, der von Ursprung bis Insertion dem Metatarsale IV aufliegt. Er entspringt breit und fleischig an dem plantaren, sehnigen Überzug des Tarsus und proximalen Metatarsale IV, bedeckt von dem sehnigen Ursprungsteil des Musc. flexor brevis dig. V, zieht zum distalen Ende des Metatarsale IV und läuft lateral und medial je in eine starke Sehne aus, die sich an die Sesambeine des Metatarso-Phalangealgelenkes und beiderseits an die Basis der Phalanx I der 4. Zehe anheften.

Der Musc. flexor brevis dig. IV liegt plantar von den beiden kurzen Beugern der syndactylen Zehen, dem *Musc. flexor brevis dig. II* und dem *Musc. flexor brevis dig. III* (Abb. 26 a, b). Beide entspringen, deutlich unterscheidbar, etwa in der Mitte des Metatarsus, plantar an den Metatarsen II, III und IV. Gegen das distale Ende der Metatarsalen II und III, nach deren Überkreuzung, heften sie sich je der Plantarseite dieser Knochen an und machen so die Biegung nach der Medialseite mit. Ihre kurzen breiten Endsehnen inserieren, breit ausstrahlend, auf der ursprünglichen Plantarseite der Metatarso-Phalangealgelenke der Zehen 2 und 3. Die ursprünglich kurzen Beuger wirken jetzt als Medialbeuger und Abductoren der syndactylen Zehen. Alle 5 kurzen Fußmuskeln werden von dem Nervus plantaris, dem tiefen Ast des N. cruralis posterior versorgt.

Zusammenfassung.

Die eingehenden Untersuchungen der Muskeln ergeben ebenso wie die Befunde am Skelett zwei deutlich getrennte Systeme. Eins dient der zur Fortbewegung notwendigen Muskeltätigkeit, das andere der Betätigung der syndactylen Zehen.

In der ersten Gruppe lassen sich die der Fortbewegung dienenden Muskeln leicht trennen in solche, die die Bewegung aktiv verursachen, und solche, die lediglich zwecks besserer Wirkungsmöglichkeit der eben genannten den Fuß in seinen Teilen fixieren und abfedern und nur bei der langsamen Bewegung mitwirken, die einen ganz anderen Bewegungsvorgang aufweist.

Die zur Fortbewegung nötige, kräftige Streckung des Sprunggelenkes wird gemeinsam von den Mm. triceps surae, plantaris und flexor digitorum ped. profundus erzielt. Nach erfolgter Streckung bringt der Musc. tibialis anticus den Fuß wieder zurück in die Normallage. Besorgt beim Absprung der Musc. triceps surae und durch seine Insertion am Calcaneus zum Teil noch der Musc. plantaris die eigentliche, fortschnellende Bewegung, so preßt andererseits die distale Insertion des Musc. plan-

taris und vor allem der Musc. flexor digitorum profundus die 4. und 5. Zehe zwecks besseren Fußens beim Absprung auf den Boden. Dabei verhindert die starke sehnige Verspannung der Dorsalseite des Fußes, daß die syndactylen Zehen bei der Tätigkeit des tiefen Beugers zu weit gebeugt werden können und so mit dem Boden in Berührung kämen. Weiter ist ein deutlicher Unterschied in der Art der Versorgung der beiden der Bewegung dienenden Zehen 4 und 5 festzustellen. Alle Insertionen des 4. Strahles sind beiderseits gleichmäßig verteilt. Die 4. Zehe kann daher seitlich nicht abgebogen werden. Hingegen zeigen die besonders an der Lateralseite der 5. Zehe befindlichen Insertionen, daß bei normaler Bewegung die 5. Zehe in geringem Maße automatisch abduciert wird. Diese geringe automatische Abduction wird in der Ruhestellung des Beines durch den selbständigen Musc. flexor dig. V brevis, der, wie ich bewiesen habe, nur als Abductor wirkt, willkürlich vergrößert. Dadurch erfüllt die 5. Zehe ihre Funktion als Balancierzehe, die nur während der Ruhestellung benötigt wird, um eine größere Berührungsfläche mit dem Boden zu haben und so ein festeres Sitzen zu ermöglichen. Der oben erwähnten geringen automatischen Abduction durch die langen Beuger steht die Wirkung des Musc. adductor dig. V entgegen, der während der Bewegung in Tätigkeit tritt. Hierdurch wird verhindert, daß bei schneller Fortbewegung die 5. Zehe in zu großem Maßstab den Boden berührt und so behindernd wirkt. Zwischen der 4. und 5. Zehe bestehen hier die gleichen Verhältnisse, wie bei dem afrikanischen Strauß, dessen laterale Zehe in der Ruhe und bei langsamer Gangart als Balancierzehe wirkt[1].

Der Musc. peronaeus dig. IV ist schwach entwickelt, da er auf die im Skelett und durch die langen Extensorensehnen bestfixierte 4. Zehe nicht besonders einzuwirken braucht. Die starken Verschmelzungen der Extensorensehnen auf dem Fußrücken zeigen deutlich, daß die Extensoren zusammen in einem Dauerzustand spannend auf die Zehen einwirken, in erster Linie auf den 4. Strahl.

Die bei verschiedenen Unterschenkelmuskeln bisweilen auftretenden Abweichungen in Vorhandensein, Ursprung und Insertion beweisen, daß das offensichtlich hohe Entwicklungsstadium, auf dem die Macropodiden stehen, noch nicht abgeschlossen ist.

Vom Fortbewegungsvorgang ist die Funktionsmöglichkeit der syndactylen Zehen fast vollständig getrennt.

Die Basis für ihre Bewegung ist die im Skelett ersichtliche und durch die dorsalen Sohlenverspannungen vervollständigte fixierte Lage der Metatarso-Phalangealgelenke II und III. Die dort ansetzenden syndactylen Zehen können durch den Musc. extensor longus dig. ped. II und III selbständig vom Körper weggebeugt werden (Lateralflexion), desgleichen

[1] Im Jahre 1926/27 hatte ich Gelegenheit einen afrikanischen Strauß aus dem Zoologischen Garten Dresden auf diese Verhältnisse hin zu untersuchen.

aber durch die kurzen Zehenbeuger und den medialen Strang des tiefen Zehenbeugers selbständig zum Körper hingebeugt werden (Medialflexion), wobei in den zwei erwähnten Fällen der Musc. tibialis posticus vermittels einiger Fasern mitwirkt. Dabei veranlassen die beiden Mm. flexores breves dig. II und III die eigentliche Medialflexion des gesamten Organes, während tiefer Zehenbeuger und Musc. tibialis posticus durch ihre Insertion an der Phalanx III die Zehen in sich krümmen, so daß die Krallen in dem für sie geeignetsten Winkel an das Fell gelangen. Diese Bewegung wird vollständig unabhängig von der übrigen Unterschenkelmuskulatur ausgeführt.

Gegen die Annahme, es handele sich bei den syndactylen Zehen um eine Reduktionserscheinung, spricht die Tatsache, daß die hier ansetzenden Unterschenkelmuskeln im Verhältnis zu dem Bewegungsvorgang und der Größe ihres Erfolgsorganes viel zu groß entwickelt sind. Die recenten Macropodiden, die gegenüber ihren Stammformen eine riesige Größenentwicklung aufzuweisen haben, wobei in erster Linie die Verlängerung von Unterschenkel und Fuß zu nennen ist, zeigen sämtlich die Lokalisierung, auch der schwächsten Muskeln, am proximalen Ende des Unterschenkels.

Bei der bisher angenommenen Reduktion der syndactylen Zehen hätte dann bei eintretendem Längenwachstum von Unterschenkel und Fuß die betreffende Muskulatur sich verkleinern und distal gelagert bleiben müssen, soweit sie nicht gar, wie bei anderen Reduktionserscheinungen, z. B. beim Hallux, schließlich hätte wegfallen müssen. Tatsächlich haben sich aber die betreffenden Muskeln bei *Macropus*, verglichen mit den primitiv syndactylen Beutlern, vergrößert, was keinesfalls als Zeichen einer Rückbildung anzusehen ist.

Zusammenfassend lassen sich im Anschluß an die anatomischen Betrachtungen folgende Tatsachen feststellen, die der Ansicht widersprechen, es handele sich hier um ein rudimentäres Organ:

1. Die Metatarsen II und III sind extrem umgebildet und umgelagert. Als Folge daven ist die Lage der Phalangen verändert. Beide Vorgänge sind als Zeichen einer speziellen, hohen Entwicklung anzusehen.

2. Die Phalangen der 2. und 3. Zehe, deren Gelenkköpfe und Gelenkflächen nicht das geringste Zeichen beginnender, noch viel weniger fortgeschrittener Reduktion aufweisen, sind bestausgebildet, ebenso die Bänder, deren Anordnung nur eine Bewegung in von ihnen bestimmter, medial-lateraler Richtung zuläßt.

3. Die syndactylen Zehen sind durch Ausstrahlungen der Extensorensehnen auf der Dorsalseite des Fußes fixiert.

4. Die für die beiden syndactylen Zehen vereinigte, von der der anderen Zehen getrennte Muskulatur ermöglicht eine selbständige Lateral- und Medialflexion.

5. Die Erfolgsmuskulatur ist vergrößert und proximal verschoben.

6. Im Verhältnis zu den anderen Zehen sind Haut und Bindegewebe der syndactylen Zehen besonders gut innerviert.

7. Die Krallen sind in ihrer Form gänzlich umgebildet.

Alle Punkte beweisen eine Höchstentwicklung und Anpassung der syndactylen Zehen an ihre Funktion als Putzpfote.

Untersuchungen am Fuß verschiedener didactyler und syndactyler Beutler.

A. Allgemeines.

Mit der Feststellung, daß es sich bei *Macropus* allem Anschein nach nicht um ein rückgebildetes, sondern vom primären Stadium weiterentwickeltes Organ handelt, ist aber die Frage nach der Ursache der Entstehung der Syndactylie noch nicht gelöst. Die Erkenntnis, daß es sich hier um eine Weiterentwicklung handelt, läßt die Vermutung auftauchen, daß biologische Zusammenhänge den Grund zu der Herausbildung der beiden Macropodiden festgestellten anatomischen Veränderungen bilden. Deshalb muß eine möglichst große Vergleichsreihe didactyler und syndactyler Beuteltierfußtypen zur weiteren Untersuchung herangezogen werden (Abb. 27—85)[1]. Dabei ist genau wie bei *Macropus* in allererster Linie die Anatomie, besonders des Skelettes, daraufhin zu untersuchen, ob der 2. und 3. Strahl sich irgendwie von dem 4. und 5. Strahl unterscheidet. Die ausschlaggebenden Punkte sind Form, Größe und Lage der Teile des 2. und 3. Strahles, verglichen einerseits mit den Teilen des 4. und 5. Strahles derselben Extremität, andernteils mit den gleichen Teilen der umgebildeten *Macropus*-Extremität.

Vorangestellt sei eine allgemeine Aufstellung didactyler und syndactyler Beuteltierfußformen, an denen die Größenverhältnisse der Zehen untereinander und die Verhältnisse von syndactylen Zehen an den übrigen Zehen und zum ganzen Fuß ersichtlich sind.

Unbeschadet ihrer systematischen Stellung seien die Perameliden wegen ihrer hochentwickelten Syndactylie hier entsprechend, d. h. vor den Macropodiden eingereiht.

Bei der großen Reihe didactyler Fußformen (Abb. 27—52) zeigt sich die schon von Winge (1893) beobachtete, sehr auffällige Erscheinung, daß verschiedene hiervon, nämlich Didelphyiden mit einigen Unterarten (Abb. 43—51) und *Chironectes variegatus* (Abb. 52) in Größe und Form deutlich unterscheidbare 2. und 3. Zehe besitzen. Besonders auffallend ist diese Verkleinerung bei *Didelphys cancrivora* (Abb. 44), *Did. laniger* (Abb. 50). Bei *Chironectes variegatus* (Abb. 52) ist zwar durch die ver-

[1] Abb. 27—85 stellen schematisierte Sohlenumrisse verschiedener Beuteltiertypen dar. Die syndactylen Zehen sind schraffiert, soweit sie bei der Fortbewegung von der Berührung mit dem Boden ferngehalten werden.

bindende Schwimmhaut die Größe nicht genau festzustellen, jedoch ist die zwischen den übrigen Zehen weit ausgedehnte Schwimmhaut zwischen

Abb. 27. *Notoryctes typhlops* (nach JONES).

Abb. 28. *Dasyurus viverrinus* (nach JONES).

Abb. 29. *Dasyurus geoffroyi* (nach DOLLO).

Abb. 30. *Dasycercus cristicauda* (nach JONES).

Abb. 31. *Phascologale flavipes* (nach JONES).

Abb. 32. *Phascologale penicillata* (nach DOLLO).

Abb. 33. *Sminthopsis murina* (nach DOLLO).

Abb. 34. *Sminthopsis crassicaudata* (nach JONES).

Abb. 35. *Antechinomys laniger* (nach DOLLO).

Abb. 36. *Antechinomys spenceri* (nach JONES).

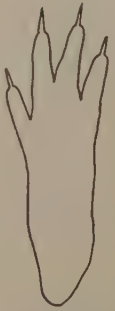


Abb. 37. *Myrmecobius fasciatus* (nach DOLLO).

Abb. 38. *Myrmecobius fasciatus* (nach JONES).

Abb. 39. *Didelphys crassicaudata* (nach WINGE).

Abb. 40. *Didelphys domesticus* (nach WINGE).

Abb. 41. *Didelphys tristriatus* (nach WINGE).

den Zehen 2 und 3 sehr schmal, so daß diese nur ganz gering voneinander gespreizt werden können. Soweit es die Zeichnungen von WINGE er-

Abb. 42.
Didelphys velutinus
(nach WINGE).

Abb. 43.
Didelphys nudicaudata
(nach DOLLO).

Abb. 44.
Didelphys cancrivora
(nach WINGE).

Abb. 45.
Didelphys pusillus
(nach WINGE).

Abb. 46.
Didelphys elegans
(nach DOLLO).

Abb. 47.
Didelphys opossum
(nach WINGE).

Abb. 48.
Didelphys cinereus
(nach WINGE).

Abb. 49.
Didelphys griseus
(nach WINGE).

Abb. 50.
Didelphys laniger
(nach WINGE).

Abb. 51.
Didelphys microtarsus
(nach WINGE).

Abb. 52.
Chironectes minimus
(nach WINGE).

geben, sind auch bei einigen der oben genannten Didelphyiden, z. B. *Did. laniger* (Abb. 50), *Did. griseus* (Abb. 49) und *Did. microtarsus* (Abb. 51)

die Zehen 2 und 3 bereits in geringem Maße medialwärts gedreht, bei *Didelphys opossum* (Abb. 47), *Did. cancrivora* (Abb. 44) und *Chironectes*

Abb. 53. *Phascolomys ursinus* (nach Dollo).

Abb. 54. *Phascolomys mitchelli* (nach Jones).

Abb. 55. *Phascolarctus cinereus* (nach Jones).

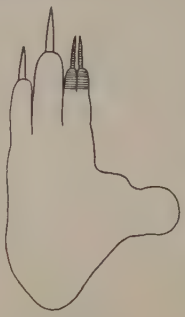


Abb. 56. *Phascolarctus cinereus.*

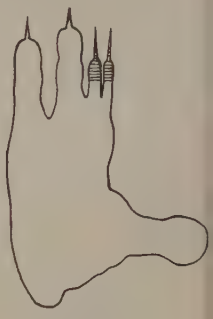


Abb. 57. *Pseudochirus laniginosus* (nach Jones).

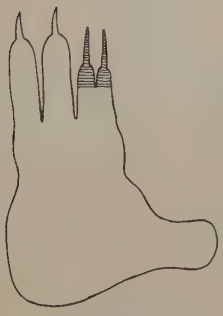


Abb. 58. *Pseudochirus cooki.*

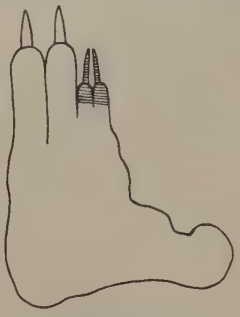


Abb. 59. *Pseudochirus occidentalis.*

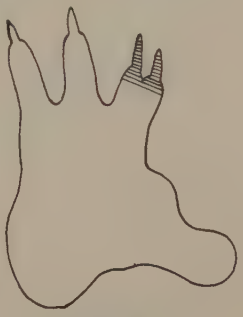


Abb. 60. *Phalanger celebensis* (nach Dollo).

Abb. 61. *Petaurus breviceps.*

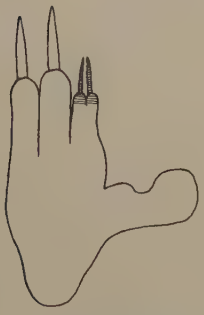


Abb. 62. *Petauroides volans.*

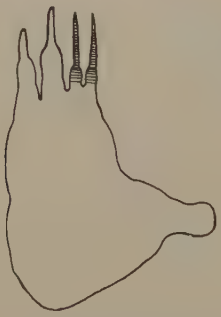


Abb. 63. *Trichosurus vulpecula* (nach Jones).

Abb. 64. *Dromicia concinna* (nach Jones).

Abb. 65. *Tarsipes rostratus* (nach Dollo).

variegatus (Abb. 52) scheinen zum mindesten die Krallen eine Medialwendung erfahren zu haben.

Bei allen anderen didactylen Beutlern, mit Ausnahme von *Notoryctes typhlops* (Abb. 27), ist keine Veränderung der 2. und 3. Zehe zu bemerken. Bei *Notoryctes typhlops* haben sich die Umformungen, die bei ihm sämtliche Extremitäten betreffen, durch die Verwendung der Füße als Grabwerkzeuge herausgebildet.

Als Formen anscheinend primitiver Syndactylie folgen *Phascolomys* und die Phalangeriden (Abb. 53—65), an erster Stelle *Phascolarctus*

Abb. 66. *Perameles doreyana* (nach DOLLO).

Abb. 67. *Perameles doreyana.*

Abb. 68. *Perameles obesula* (nach DOLLO).

Abb. 69. *Perameles myosura* (nach JONES).

Abb. 70. *Isoodon nauticus.*

Abb. 71. *Perameles lagotis.*

Abb. 72. *Perameles bougainvillei* (nach DOLLO).

Abb. 73. *Thalacomys leucurus* (nach DOLLO).

Abb. 74. *Thalacomys nigripes* (nach JONES).

Abb. 75. *Choeropus castanotis* (nach JONES).

cinereus. *Phascolomys* hat, ähnlich *Notoryctes typhlops*, infolge der dauernd ausgeübten Grabtätigkeit, eine breite, schaufelartige Extremität ausgebildet, die die Merkmale der Syndactylie nicht sehr deutlich hervortreten läßt (Abb. 53, 54). Bei *Phascolarctus cinereus* (Abb. 55, 56) sind die syndactylen Zehen zwar bis an ihr distales Ende verwachsen, stehen aber in Größe und Länge den anderen nur wenig nach. Nach Skizzen von JONES (1923/25) sind bei *Phascolarctus cinereus* 2. und 3. Zehe sogar etwas länger als 4. und 5. Zehe. Die Ausbildung der Syndactylie bei

Phascolarctus cinereus ist im Zusammenhang mit der Dollo'schen phylogenetischen Ansicht besonders interessant, da gerade *Phascolarctus cinereus* als ausgesprochene Baumform die größten syndactylen Zehen besitzt.

Es folgt die große Zahl der Phalangeriden (Abb. 57—65), die deutlich in der Ausbildung der Syndactylie eine primitive Vorstufe der Macropodiden darstellen. Auch die isoliert stehende Form *Tarsipes rostratus*

Abb. 76. *Hypsiprymnodon moschatus* (nach Jones).

a juv., *b* ad.

Abb. 77. *Hypsiprymnodon moschatus* (nach Carlsson).

Abb. 78. *Hypsiprymnus* (Potorous).

Abb. 79. *Dendrolagus dorianus* (n. Carlsson).

Abb. 80. *Dendrolagus benettianus.*

Abb. 81. *Petrogale pearsoni* (nach Jones).

Abb. 82. *Petrogale lateralis juv.*

Abb. 83. *Bettongia lesueuri* (nach Jones).

Abb. 84. *Thylogale eugenii* (nach Jones).

Abb. 85. *Macropus giganteus.*

repräsentiert in ihrer Syndactylie einen typischen Phalanger mit verhältnismäßig hoch entwickelter Syndactylie.

Anschließend an die Phalangeriden möchte ich die systematisch an ganz andere Stelle gehörenden Perameliden (Abb. 66—75) anführen. Diese weisen durchweg eine sehr weit differenzierte, ähnlich den Macropodiden ausgebildete Form der Syndactylie auf, nur mit dem Unterschied, daß bei fast allen Perameliden die syndactylen Zehen den Boden noch berühren. Besonders erwähnt sei die Gattung *Choeropus castanotis* (Abb. 75), da diese in der Fußumbildung noch weiter gegangen ist, als

Macropus. *Choeropus castanotis* weist neben stark verkleinerten syndactylen Zehen eine fast völlig rudimentäre 5. Zehe auf. Der Stummel der 5. Zehe liegt noch ein Stück proximalwärts von den syndactylen Zehen. *Choeropus castanotis* weist also eine offensichtliche Rückbildung der bei allen Beuteltieren wohl ausgebildeten 5. Zehe und ein deutliches Stehenbleiben der als rückgebildet bezeichneten syndactylen Zehen auf.

Hieran anschließend stellen die Macropodiden (Abb. 76—85) die Höchststufe dar, da nur bei ihnen die im ersten Teil besprochene Umformung stattgefunden hat, durch die die Zehen 2 und 3 nun auch gänzlich vom Boden ferngehalten werden, und zwar automatisch. Natürlich weisen die primitiveren Macropodidenformen, z. B. *Hypsiprymnodon moschatus* (Abb. 76, 77) und die *Potorinae*, *Hypsiprymnus* (Abb. 78) auch primitiver ausgebildete syndactyle Zehen auf. Am deutlichsten ist dies bei *Hypsiprymnodon moschatus* der Fall, wo die 2. und 3. Zehe verhältnismäßig groß sind und noch in ihrer ganzen Länge den Boden berühren.

B. Knochen und Gelenke.

Zu den vergleichenden Skelettuntersuchungen standen mir die unter dem Material aufgeführten Skelette zur Verfügung.

Das vorliegende Fußskelett von *Sarcophilus ursinus* (Abb. 86), das nur in sehr geringem Maß von dem des *Thylacinus cynocephalus* abweicht, zeigt den typischen tetradactylen, digitigraden Fuß eines Gehers und Läufers. Es ist in allen Teilen, mit Ausnahme des rudimentären Hallux, gleichmäßig ausgebildet. Tarsalia und Metatarsalia sind normal geformt und nebeneinander angeordnet, und die Metatarsalia des 2.—5. Strahles sind in Stärke und Länge einander gleich. Auch die Gelenkflächen des 2. und 3. Strahles unterscheiden sich in nichts von denen der beiden lateralen Zehen.

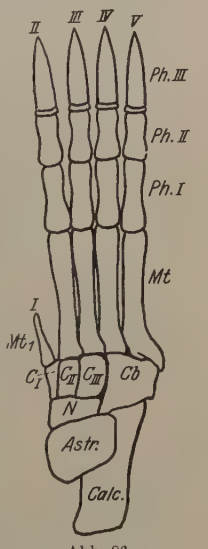


Abb. 86.
Sarcophilus ursinus, Fußskelett.

Ähnlich fernstehend den syndactylen Formen ist das Skelett von *Notoryctes typhlops* (Abb. 87). Schon nach der äußeren Form (Abb. 27) muß man ein zwar umgebildetes, aber doch den syndactylen Formen unähnliches Skelett erwarten. In der Tat sind die Elemente des Fußskelettes, um der Grabschaufel eine bessere Stütze zu sein, breiter und gedrungener und haben weit über die normalen Verhältnisse hinaus untereinander Berührungsflächen ausgebildet, die eine größere Festigkeit gewährleisten. Besonders deutlich tritt dies in den lateralen Vergrößerungen der proximalen Metatarsalenenden hervor. Wie das Schema zeigt, ist nur der Hallux schwach ausgebildet, 2. und 3. Zehe hingegen sind in

normaler Weise vorhanden. Hier ist infolge der Funktion als Grabschaufel gewissermaßen eine Syndactylie aller Zehen eingetreten, die anatomisch und phylogenetisch nichts mit der hier behandelten Syndactylie der 2. und 3. Zehe zu tun hat.

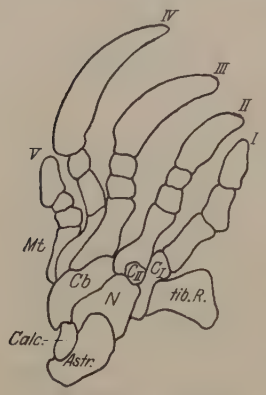


Abb. 87. *Notoryctes typhlops*, Fußskelett (nach CARLSSON).

An *Sarcophilus* und *Thylacinus* anschließend sind die Vertreter der Gattungen *Phascologale*, *Sminthopsis* und *Dasyurus* zu nennen. Alle zeigen einen gleichmäßig entwickelten Fuß, der sich jedoch gegenüber *Sarcophilus* und *Thylacinus* durch verlängerte Zehen auszeichnet. Diese stellen in der Größe ihrer Einzelteile eine Mittelstufe zwischen den eben genannten und den Didelphyiden dar. Bei den Vertretern der genannten Gattungen sind die Tarsalia, Metatarsalia und Phalangen lang und zierlich ausgebildet. Die Aufstellung von Fußformeln ergibt, daß bei allen die 4. Zehe die längste ist, dann die 3. und dicht darauf die 2. und 5. Zehe folgen. Dessenungeachtet sind aber die Teile des 2. und 3. Strahles gleich stark denen des 4. und 5. Strahles, und auch in Gelenkausbildung und Krallenansatz ist noch keine Veränderung feststellbar.

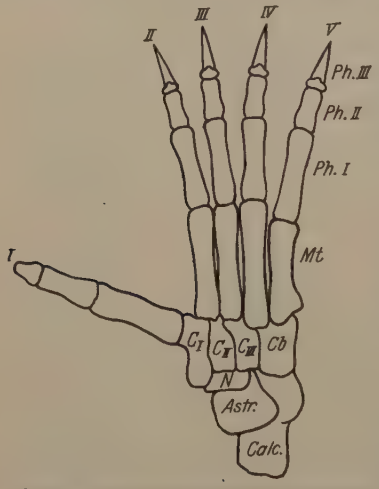


Abb. 88. *Didelphys marsupialis*, Fußskelett.

Die ersten deutlich wahrnehmbaren Veränderungen sind nun bei einer großen Anzahl Didelphyiden zu bemerken (Abb. 88). Wie schon oben erwähnt, wies WINGE (1893) als erster an einigen Didelphyiden (Abb. 43 bis 51) auf Unterschiede zwischen 2. und 3. Zehe und 4. und 5. Zehe hin. Allerdings stellte er dies nur als äußeres Merkmal fest, ohne anatomische Studien anzuschließen.

Zunächst zeigten die Fußskelette der mir zur Verfügung stehenden Didelphyiden keine besonderen Veränderungen gegenüber dem *Dasyurus*-Skelett. Die Fußformel nach der Zehenlänge ist diesen entsprechend 4, 3, 2, 5, 1. Auch in den gegenseitigen Lagebeziehungen der Tarsalia und Metatarsalia konnte ich keine Veränderungen feststellen. Angeregt durch die aus den Zeichnungen von WINGE ersichtlichen Veränderungen stellte ich an den wenigen Skeletten des Dresdner Museums Messungen an. Es

ergab sich überraschenderweise, daß sowohl die Metatarsalia, als auch die Phalangen des 2. und 3. Strahles durchschnittlich um 0,007 bis 0,01 mm schwächer waren, als die des 4. und 5. Strahles. Dieser Befund kann in Verbindung mit den von WINGE aufgeführten Tatsachen wohl kaum als vereinzelt auftretende Anomalie aufgefaßt werden, vielmehr spricht alles dafür, daß wir hier bei den Didelphyiden die ersten, zur Bildung der Syndactylie führenden Anfänge haben. Späteren exakten Messungen an zahlreichem Material von Didelphyiden und Dasyuriden bleibt es vorbehalten, die Richtigkeit dieser Vermutung nachzuprüfen.

In der Form ihrer Skelette sowie des äußeren Fußes schließen sich hier die Gattung *Phascolomys* sowie als primitivster Phalangeride die Gattung *Phascolarctus* an. *Phascolomys* (Abb. 89) ist zwar deutlich syndactyl, hat aber in seinem Skelett, ähnlich den Verhältnissen bei *Notoryctes typhlops*, eine gleichmäßige Verstärkung der Fußknochen erfahren, so daß sein Fußskelett auch eine starke, untereinander gut gefestigte Knochenplatte ergibt, als Stütze für den Grabfuß. Die in ihrem Bau den übrigen fast gleich starken Phalangen der 2. und 3. Zehe sind zwar syndactyl, doch ist weder eine Veränderung der Metatarsalia noch der Tarsalia in Lage und Form festzustellen. Nur das Cuboid hat, entsprechend den an der Basis verbreiterten Metatarsalia 4 und 5 eine Vergrößerung erfahren, jedoch ohne besonderen Einfluß auf die Cuneiformes und das Naviculare. In den Gelenken und an den Krallen des 2. und 3. Strahles ist noch keine Veränderung zu bemerken. Dies ist dadurch leicht erklärlich, daß doch bei *Phascolomys* die syndactylen Zehen in erster Linie mit an der Grabtätigkeit beteiligt sind und deshalb nur gemeinsam mit den Zehen 4 und 5 betätigt werden.

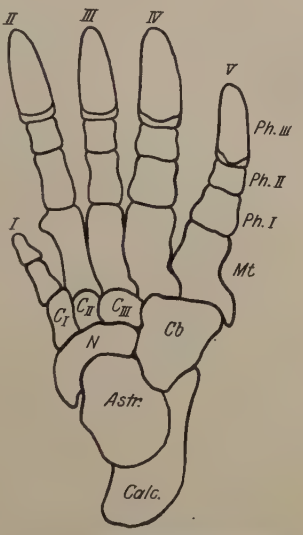


Abb. 89. *Phascolomys latifrons*, Fußskelett.

Im Gegensatz hierzu dürfte *Phascolarctus cinereus* schon mehr Veränderungen aufweisen. Zwar stehen seine syndactylen Zehen in der Länge und auch im Volumen den beiden lateralen Zehen nur wenig nach, doch ist am Fußbild schon deutlich ihre beginnende Veränderung zu erkennen. Leider stand mir kein Skelett zur Verfügung.

Wie nun die aus der Familie der Phalangeriden entnommenen Fußbilder 55—65 zeigen, bestehen zwischen *Phascolarctus cinereus* als Form mit den größten, also primitivsten syndactylen Zehen und der Form mit den weitestgehend umgebildeten syndactylen Zehen dieser Gruppe, *Tar-*

sipes rostratus, eine große Anzahl Zwischenstufen. Da die auftretenden Veränderungen bei *Phalanger* und *Trichosurus* am deutlichsten sind, behandele ich ein Skelett von *Phalanger ursinus* (Abb. 90). In der Größe der syndactylen Zehen schließen sich beide Formen an *Phascolarctus cinereus* an. Im Verhältnis zu diesem ist hier aber schon ein wesentlicher Unterschied zwischen den Bestandteilen der syndactylen Zehen und denen der lateralen Zehen zu bemerken. Die Tarsalia hingegen zeigen keine besondere Veränderung, insbesondere sind die Cuneiformes noch sehr kräftig entwickelt, d. h. ihre distalen Flächen sind noch größer als die proximalen Flächen der ansetzenden Metatarsalia II und III. Alle Teile des 2. und 3. Strahles sind kürzer und schwächer als die entsprechenden Teile des 4. und 5. Strahles. Die proximalen Enden der Metatarsalia II und III sind noch vollständig normal gelenkig mit den Cuneiformes II und III verbunden. Die Metatarso-Phalangealgelenke des 2. und 3. Strahles zeigen jedoch schon eine beginnende Umbildung im Sinne der bei *Macropus* gefundenen Verhältnisse. Es sind zwar noch Scharniergelenke, aber ihre Seitenkanten sind schon stark abgerundet und abgeflacht, so daß einer lateral-medialen Bewegung, d. h. einer medialen Abduction, nichts mehr im Wege steht. Demgegenüber weisen die Phalangealgelenke noch die ursprünglichen flachen Scharniergelenke auf, haben also noch keine Spezialisierung erfahren. Die geringe Medialdrehungsmöglichkeit der Zehen, erkenntlich an der Stellung der Krallen, ist bedingt durch die leichte mediale Abspreizung der Metatarsalia II und III sowie durch die eben erwähnte Veränderung der Metatarso-Phalangealgelenke. Die anderen Gattungen der Phalangeriden, die mir im Skelett nicht zur Verfügung standen, zeigen mit Ausnahme von *Tarsipes rostratus* ganz ähnliche Verhältnisse wie *Phalanger ursinus*. Dies läßt sich in weitem Maße aus den äußeren Fußformen schließen. Bei *Tarsipes rostratus*, von dem ich ebenfalls kein Skelett erhalten konnte, sind die syndactylen Zehen schon in der Normallage weit medialwärts abgespreizt. Daraus muß ich auf eine Umbildung des Skelettes, besonders der Metatarso-Phalangealgelenke II und III, schließen. *Tarsipes rostratus* zeigt als einziger Phalangeride die Krallen erstmalig in der stark umgebildeten Form, die sämtliche Macropodiden aufweisen, während die große Anzahl der übrigen Phalangeriden nur eine teilweise Veränderung der 2. und 3. Kralle zeigt, die als Vorstadium des Putzkammes der Macropodiden angesehen werden muß.

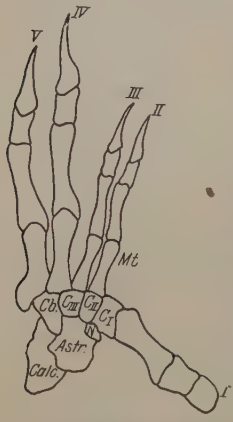


Abb. 90. *Phalanger ursinus*, Fußskelett.

Nach dem Entwicklungsstand ihrer Syndactylie sind nun hier vor den

Macropodiden die systematisch an anderem Platze stehenden Perameliden zu besprechen. Sie stellen durchweg den Typus eines primitiven *Macropus*-Fußskelettes dar, bei dem jedoch sowohl die Medialdrehung als auch die Plantarbiegung der Metatarsalia II und III erst kaum merklich eingetreten ist. Äußerlich einem Macropodidenfuß stark ähnelnd, ist ein Peramelidenfuß sofort daran zu erkennen, daß seine syndactylen Zehen infolge der Skelettform die Normallage zum Boden innehaben, wie die Laufzehen IV und V, so daß sie bei der Fortbewegung den Boden größtenteils mitberühren. Mangels entsprechender Skelette kann ich auf Einzelheiten in der Beschreibung nicht eingehen.

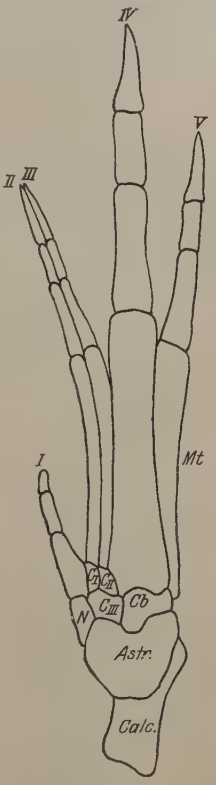


Abb. 91.
Hypsiprymnodon moschatus, Fußskelett (nach CARLSSON).

Denkt man sich den *Tarsipes*-Fuß stark verlängert, so erhält man den Fuß von *Hypsiprymnodon moschatus* (Abb. 91), dem primitivsten Macropodiden. An Hand verschiedener *Macropus*-Skelette (Abb. 92, 93, 94) konnte ich die Entwicklung der Strahlen 2 und 3 von *Hypsiprymnodon moschatus* bis zum *Macropus giganteus* gut verfolgen. Die *Hypsiprymnodon* nahestehenden Formen der *Potorinae* weisen diesen gegenüber nur geringe Veränderungen auf.

Die Metatarsalia II und III sind wohl schon kürzer und bedeutend schwächer als die des 4. und 5. Strahles, zeigen aber erst den Beginn einer lateral-plantaren Biegung. Ihre proximalen Enden sind von dem stark vergrößerten Metatarsale IV schon etwas medial und plantar gedrängt, liegen jedoch mit diesem noch in einer Ebene. Das Metatarsale II ist etwas kürzer als das Metatarsale III. Die Metatarso-Phalangealgelenke II und III sind schon beinahe wie bei *Macropus* gestaltet, haben sich also in der Form ganz von der der Phalangeriden entfernt. Äußerlich drückt sich dies in der medial abgespreizten Haltung der syndactylen Zehen aus, noch ganz ähnlich den Verhältnissen von *Tarsipes rostratus*.

Dorcopsis, von dem ich Embryonen untersuchen konnte, zeigt genau wie *Lagorchestes* weitere Fortschritte. Hier ist die Plantarbiegung der Metatarsalia II und III vergrößert, und das Metatarsale II ist schon in geringem Maße von der seitlichen Lage zu den übrigen Metatarsalia in eine medial-plantare Lage zum Metatarsale III geraten. Eine Überkreuzung der Metatarsalia findet jedoch noch nicht statt, die syndactylen Zellen sind infolgedessen nur in geringem Maße aufgerichtet und medialwärts gedreht.

Die sowohl in der Ausbildung der syndactylen Zehen als auch systematisch zwischen *Dorcopsis* und *Macropus* stehenden Gattungen *Onychogale* (Abb. 92) und *Petrogale* (Abb. 93) zeigen entsprechend die Übergangsstufen zu den im ersten Teil geschilderten Verhältnissen bei *Macropus* (Abb. 94). Die vollständige Medialdrehung der syndactylen Zehen und die Übereinanderlagerung der Metatarsalia

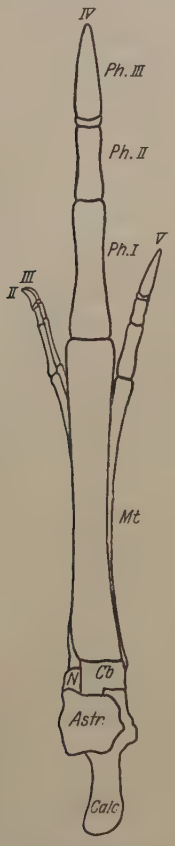


Abb. 92. *Onychogale freneta*, Fußskelett.

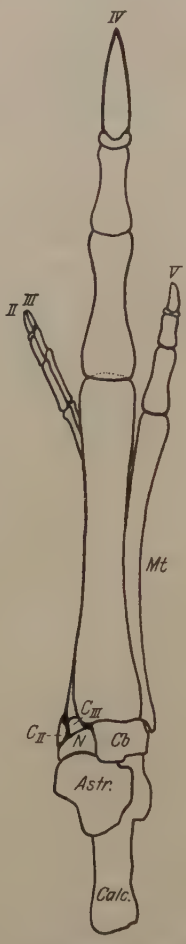


Abb. 93. *Petrogale penicillata*, Fußskelett.

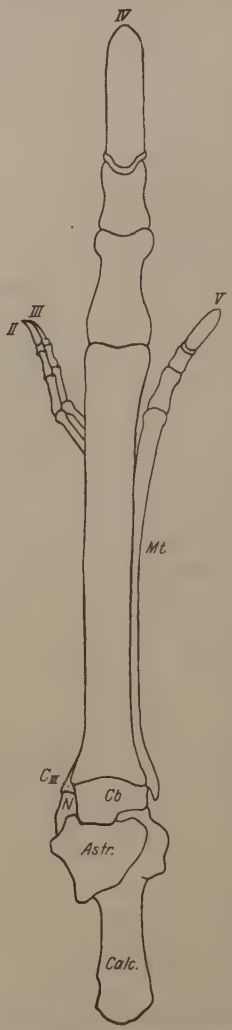


Abb. 94. *Macropus giganteus*, Fußskelett.

II und III auf der Medialseite des Metatarsale IV und als deren Folge die Überkreuzung der Metatarsalia II und III, findet hier statt. Gleichzeitig tritt die Veränderung der Gelenke des 2. und 3. Strahles ein. An den Metatarso-Phalangealgelenken erhalten die beiden gelenkbildenden Knochenenden die gänzliche Abrundung, und die Phalangealgelenke

werden zu den tief eingeschnittenen, scharfkantigen Scharniergelenken, wie sie in höchster Vollendung bei *Macropus* zu finden sind.

Nach allem stellt die Entwicklung der Syndactylie von ihrer primitivsten Form, die ich bei *Phascolarctus cinereus* fand, bis zur medial-dorsal abgespreizten Putzpfote von *Macropus*, eine geschlossene Reihe dar. Die Syndactylie der Perameliden stellt ein gleichfalls hoch entwickeltes Stadium dar, das dem der primitiven Macropodiden gleichzustellen ist. Die Feststellung einer Metatarsalier- und Phalangenveränderung bei vielen Didelphyiden ist dahin zu deuten, daß diese Tiergruppe auf einem vorsyndactylen Stadium stehengeblieben ist.

C. Muskulatur.

Nachdem ich gezeigt habe, daß sich die Merkmale der Syndactylie in einer fortlaufenden Reihe verfolgen lassen, wozu ich die Verhältnisse bei den Didelphyiden als Vorstadium rechne, muß das Bild, das uns das Skelett gibt, durch die Betrachtung der Muskulatur vervollständigt werden.

Falls meine Annahme zutrifft, daß die Syndactylie eine Höherentwicklung der 2. und 3. Zehe und keine Reduktion darstellt, müssen sich, entsprechend der Skelettausbildung, folgende Bestrebungen bemerkbar machen. Die zunächst bei der tetradactylen Extremität allen Zehen gemeinsame Muskulatur muß sich dahin differenzieren, daß schließlich, wie ich dies bei *Macropus* nachgewiesen habe, je für die syndactylen Zehen und die Laufzehen getrennte Muskeln vorhanden sind, die aus ursprünglich einem, an allen Zehen gemeinsam funktionierenden Muskel entstanden sind, und so den Zehen 2 und 3 ihre verschiedene Funktion ermöglichen.

Um dies zu zeigen, genügt eine kurze Betrachtung der Muskelversorgung, speziell der Extensoren, der syndactylen bzw. der didactylen 2. und 3. Zehe. Die Besprechung von Lage, Ursprung und Innervierung der betreffenden Muskeln kann unterbleiben, da diese Punkte hier von untergeordneter Bedeutung sind und bei den zitierten Autoren genügend behandelt werden. In muskel-anatomischer Hinsicht lassen sich sämtliche Beutler in drei Gruppen teilen, die sich mit den drei feststellbaren Entwicklungsstufen: 1. didactyl, 2. primitiv-syndactyl und 3. spezialisiert-syndactyl, decken.

Die erste Gruppe, die sämtliche didactylen Beutler umfaßt, zeigt völlige Übereinstimmung in der Insertion der die Zehen versorgenden Muskeln. Es ist deutlich zu erkennen, daß beim Musc. extensor digitorum pedis longus und den anderen Muskeln, die gleichzeitig alle Zehen versorgen, keinerlei Differenzierungen eingetreten sind, die darauf schließen lassen, daß einige der Zehen einen Funktionswechsel durchgemacht hätten. Lediglich in einem Fall stellte Cuningham (1882) fest, daß der Musc. extensor hallucis longus bei *Didelphys* eine zweite Insertion an der Phalanx II der 2. Zehe erhalten hätte.

Im Gegensatz hierzu weisen *Phascolomys* und sämtliche Phalangeriden verschiedentlich Verhältnisse auf, die man als Vorstufe des Stadiums der Perameliden und Macropodiden ansehen kann. Die wichtigste Änderung ist die bei einigen Stücken feststellbare angehende Trennung des Musc. extensor dig. ped. longus in zwei Teile, deren einer die 2. und 3. Zehe, der andere die 4. und 5. Zehe versorgt.

Die in der dritten Gruppe vereinigten Perameliden und Macropodiden weisen durchweg diese vollständige Extensorentrennung auf. Hier kommt nun die wachsende sehnige Fußrückenverspannung hinzu und eine zunehmende Ausschaltung des Einflusses des langen Zehenbeugers auf die syndactylen Zehen, zugunsten der kurzen tiefen Zehenbeuger. Dies drückt sich aus in dem Fehlen der Plantarisinsertion an der 2. und 3. Zehe der höheren Macropodiden und dem Schwächerwerden der an diese Zehen sich erstreckenden Sehnenteile des Musc. flexor dig. ped. profundus. Die zunehmende sehnige Verspannung des Fußrückens tritt entsprechend dem Verschwinden des Musc. extensor brevis dig. ped. communis auf; am deutlichsten erkennbar beim Übergang zur vorwiegend springenden Fortbewegungsweise. Daß die Sehnen der langen Strecker und Beuger der 2. und 3. Zehe von ihnen zunächst in der Mittellinie gelegenen Insertionsstellen sich seitlich verschieben, ist als Begleiterscheinung der Zehenumwandlung anzusehen.

D. Zusammenfassung.

Die angestellten Untersuchungen an Skelett und Muskulatur des 2. und 3. Strahles der verschiedensten Beuteltiere zeigen deutlich, daß bei den höchststehenden Macropodiden eine Veränderung gegenüber den primitiveren syndactylen und didactylen Beutlern eingetreten ist, die sich in ihren Zwischenstufen an verschiedenen Formen leicht verfolgen läßt.

Wie ich schon bei der Besprechung von *Macropus* erwähnte, sehe ich diese Veränderungen deshalb nicht als Rückbildung, sondern als Weiterentwicklung an, weil in ihrem Verlauf eine Spezialisierung festzustellen ist. Diese drückt sich in der Teilung der Muskeln aus, die ursprünglich alle vier bzw. fünf Zehen versorgt haben, jetzt aber nur teils 2. und 3., teils 4. und 5. Zehe versorgen. Weiter spricht für eine Entwicklung in fortschrittlichem Sinne, daß die betreffenden Muskeln beim Größerwerden der betreffenden Form nicht an ihrer primären Stelle geblieben und schwächer geworden sind, was für Rückbildung und Nichtfunktion sprechen würde, sondern daß sie mit ihrem Muskelbauch das Längenwachstum des Knochens mitgemacht haben, d. h. proximalwärts gewandert sind. Die Betrachtung einiger Embryonen von *Perameles* und *Macropus* zeigt, daß erst nach Entstehung der Syndactylie das Längenwachstum der Extremität eingetreten ist. Bei den mir vorliegenden sehr jungen Stadien sind alle 4 Zehen fast gleich lang, außerdem liegen alle noch in

einer Ebene nebeneinander. Carlsson (1913) beobachtete ähnliches an einem Embryo von *Hypsiprymnodon moschatus*. Dies spricht für ein erst in späteren Stadien auftretendes Längen- und Größenwachstum des 4. und 5. Strahles und der Unterschenkelknochen. Demgegenüber haben die syndactylen Zehen die ursprünglich allen Zehen eigene Größe beibehalten und erscheinen nur, verglichen mit diesen später vergrößerten Zehen 4 und 5 als kleine, reduzierte Gebilde. Dazu ist die Umbildung der Skelettbestandteile des 2. und 3. Strahles zu rechnen, die sich in speziellster Gelenk- und Formumbildung in der aufgestellten Vergleichsreihe verschiedener Beuteltiere äußert.

Relativ sind nach den angestellten anatomischen Betrachtungen die syndactylen Zehen besser mit Erfolgsmuskulatur ausgestattet, als die Laufzehen, von denen ja nur eine kräftige, aber unkomplizierte Bewegung verlangt wird.

Interessant ist die Feststellung, daß die Spezialisierung der syndactylen Zehen gleichzeitig mit der Fixierung der Hinterbeine in einer Bewegungsrichtung stattfindet. Die reinen Baumbewohner unter den syndactylen Beuteltieren, in erster Linie *Phascolarctus cinereus*, können ihre Hinterbeine in mehreren Richtungen bewegen, d. h. sie können den ganzen Fuß mit den syndactylen Zehen so zum Körper stellen, daß die Kratz- und Putztätigkeit ausgeübt werden kann. Diese Fähigkeit ist bei den Perameliden teilweise, bei den Macropodiden ganz verloren gegangen; daher bei diesen Formen die Spezialausbildung der syndactylen Zehen.

Syndactylie und Ökologie.

Bringt man die Syndactylie, ohne Rücksicht auf den Stand ihrer Entwicklungsstufe, in Beziehung zur geographischen Verbreitung der Beuteltiere, so ergibt sich eine willkürliche Verteilung auf die von Beuteltieren bewohnten Gebiete, mit Ausnahme Amerikas, welches nur didactyle Beutler beherbergt.

Abb. 95 zeigt die Verteilungsgebiete der drei deutlich unterscheidbaren Gruppen:

1. Polyprotodonte — didactyle Beuteltiere.
2. Polyprotodonte — syndactyle Beuteltiere.
3. Diprotodonte — syndactyle Beuteltiere.

Es geht daraus hervor, daß alle drei Gruppen, besonders die beiden letzteren, sich sehr weit überschneiden.

Wie ist nun die heute bestehende Verteilung der so verschieden gestalteten Beuteltiere zu erklären? Nach Ansicht von Forbes (zitiert in Jones 1923/25) und anderen ist die Verbreitung der Beutler in geologisch frühen Zeiten vollzogen worden. Nach Forbes und Wegener (1929) muß man annehmen, daß zu Zeiten eines circumpolaren Konti-

nentes, der Australien, die Südseeinseln und Südamerika umfaßte, die Verbreitung der Beuteltiere bis auf ein dem heutigen Stande nahestehendes Stadium gediehen war. Durch die Trennung dieses Kontinentes, wobei dahingestellt bleiben mag, ob diese durch Auseinanderwandern der Kontinente (WEGENER) oder durch Absinken des Gesamtkontinentes erfolgt ist, wurden die Beuteltiere auf ihre heutigen Verbreitungsgebiete beschränkt. Die endgültige Trennung dürfte im späten Tertiär stattgefunden haben.

Für die Entwicklung der Syndactylie besagt dies nur, daß zur Zeit dieser geologischen Umformung die Syndactylie noch nicht bestand, wohl aber schon Umbildungen vorhanden waren, die früher oder später zu ihrer Entstehung führen mußten. Für beides spricht das heutige Vor-

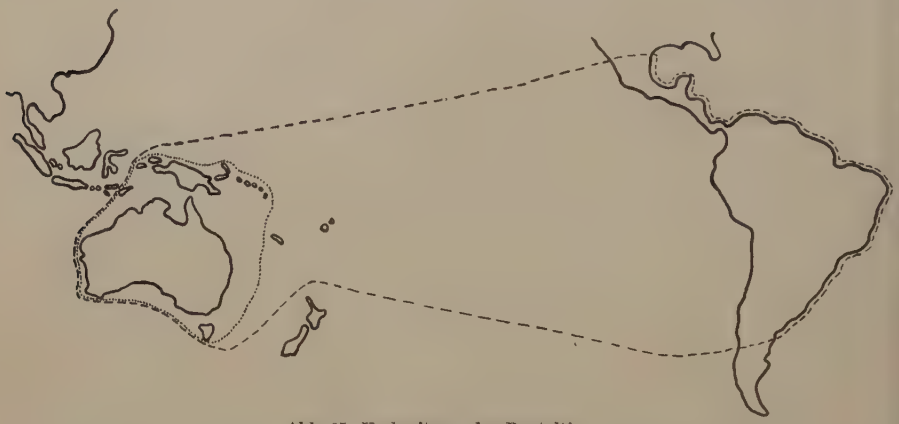


Abb. 95. Verbreitung der Beuteltiere.
---- = polyprotodonte-didactyle Beuteltiere;
.... = polyprotodonte-syndactyle und diprotodonte-syndactyle Beuteltiere.

kommen von didactylen Beutlern in Südamerika, von denen einige Formen eine beginnende Veränderung an der 2. und 3. Zehe erkennen lassen.

Die Anfänge der Entwicklung syndactyler Zehen scheinen in Zeiten stattgefunden zu haben, wo die Beuteltiere mit ganz geringen strittigen Ausnahmen (*Thylacinus*, *Sarcophilus*) Baumbewohner waren. Dafür spricht die relativ primitive Syndactylie einiger Phalangeriden, die noch heute ausschließlich Baumbewohner sind. Hätte die Entwicklung der Beuteltiere dagegen als Bodenbewohner in Steppengebieten stattgefunden, so wäre es höchstwahrscheinlich nicht zur Syndactyliebildung gekommen, sondern es hätte in erster Linie eine reine Zahlenreduktion stattgefunden, entsprechend den Verhältnissen bei den Ungulaten. Diese Entwicklung der Syndactylie in der Steppe mit gleichzeitig erfolgender Reduktion lateraler und medialer Zehen haben nun die Perameliden und Macropodiden sekundär und zwar in veränderter Weise durchgemacht.

Diese Formen brachten vom Baumleben her syndactyle Zehen mit, die eine der Fortbewegung gänzlich fremde Funktion innehatten. Nun erfolgte die Zehenreduktion als Begleiterscheinung der Anpassung an das Bodenleben. Diese Reduktion konnte jetzt aber nur die 5. Zehe, in einigen wenigen Fällen noch die bereits teilweise rückgebildete 1. Zehe betreffen, da ja die Zehen 2 und 3 schon eine neue Funktion erworben hatten. Dementsprechend finden wir bei einzelnen Perameliden und Macropodiden, daß die 5. Zehe noch etwas kürzer ist als die 2. und 3. Zehe. Bei *Choeropus castanotis* ist dies sogar bis zur völligen Rückbildung der 5. Zehe gegangen.

Die Entstehung der Syndactylie fällt demnach in eine Zeit, in der die Beuteltiere ausschließlich Baumbewohner waren. Bei den heutigen, sekundär bodenbewohnenden Formen ist die so gut ausgebildete Syndactylie, wie sich aus den anatomischen Betrachtungen ergab, mit eine Folge der veränderten Fortbewegungsweise.

Scheint die Entwicklung der Syndactylie dadurch zeitlich einigermaßen festgelegt, so steht andererseits die Frage nach der Ursache ihrer Entstehung noch völlig offen.

Wie ich anfangs erwähnte, verlegt Dollo (1899) deshalb die Syndactylie in die Zeit der baumbewohnenden Beuteltiere, weil er sie als Folge der Anpassung an das Baumleben (Klettern) ansieht. Um eine bessere Klammerwirkung der seitlichen Fußzehen zu ermöglichen, seien die dazwischen befindlichen, bewegungshinderlichen Zehen 2 und 3 zunächst verschmolzen und dann zurückgebildet worden. So viel diese Ansicht zunächst für sich haben mag, so ist sie doch nach eingehender Betrachtung der verschiedenen Formen unhaltbar. Nach Dollo müßten doch gerade die speziellsten Baumbewohner, deren Typus *Phascolarctus cinereus* darstellt, die extremste Syndactylie aufweisen. Das Gegenteil ist der Fall. *Phascolarctus cinereus* und die ihm zunächststehenden Phalangeriden zeigen von den rezenten Syndactyliern die geringste Zehenveränderung. Es trifft von der Dolloschen Ansicht nur das zeitliche Moment zu, nämlich die Entstehung während des Baumlebens. Denn es scheint erklärlich, daß eine so tiefgreifende Veränderung, wie sie die Syndactylie darstellt, nur vor sich gehen kann, wenn die Zehen besonders dazu geeignet sind. Dies ist bei den baumbewohnenden Beuteltieren der Fall, denn ihre Fortbewegungsweise erfordert selbständige, sehr bewegliche Zehen. Aus einem vollkommen in sich geschlossenen Fuß, wie dem des *Sarcophilus* und *Thylacinus*, wird sich nie eine derartige Differenzierung herausbilden können.

Der Ansicht von Dollo steht die von Brandes gegenüber (Brandes 1906, 1909, 1910), die die Syndactylie als Folge der Verwendung von 2. und 3. Zehe als Putzorgan auffaßt. Für diese neuere Annahme sprechen in erster Linie die Befunde meiner anatomischen Untersuchungen an

Macropus, in Verbindung mit den über die anderen Beutler bestehenden Arbeiten. Ich habe die Gründe schon an Ort und Stelle erwähnt, die mir in der Anatomie der syndactylen Zellen gegen eine Rückbildung zu sprechen scheinen. Zu diesen Gründen rein anatomischer Natur tritt noch die nicht stark genug zu betonende Tatsache hinzu, daß sich alle Beuteltierformen, die ich lebend beobachten konnte, außer *Sarcophilus ursinus*, mit der 2. und 3. Zehe die hintere Kopf- und Halsregion zu kratzen pflegen. Grundlegend hierfür sind meine in den Zoologischen Gärten Dresden, Leipzig, Berlin und Hamburg gemachten Beobachtungen an Dasyuriden, Didelphyiden und Phalangeriden, also didactylen und syndactylen Formen. Ganz deutlich war zu sehen, wie die Tiere die 2. und 3. Zehe etwas medial abspreizten und sich dann an den erwähnten Stellen kratzten und putzten. Bei *Sarcophilus ursinus* traf dies nicht zu, da dessen Zehen untereinander zu wenig beweglich sind. Er verwendet daher immer den ganzen Fuß, d. h. alle Zehen gemeinschaftlich, zum Kratzen, genau wie Hund und Katze. Diese Beobachtung im Zusammenhang mit der im anatomischen Teil behandelten beginnenden Veränderung der 2. und 3. Zehe bei einigen Didelphyiden scheint mir ein wichtiges Argument für die Brandessche Ansicht zu sein. Das Wichtigste bei den in geringem Maße veränderten Zehen dieser Didelphyiden ist die sofort feststellbare Drehung nach der Medialseite, noch bevor diese beiden Zehen eine Verminderung ihrer Länge erfahren haben.

Jones äußert in seiner Arbeit (1923/25) die Ansicht, daß die Entstehung und besondere Ausbildung der Syndactylie bei den hochstehenden Diprotodontiern auf ein bei diesen Formen besonders zahlreiches Vorkommen von Ectoparasiten, speziell Mallophagen, zurückzuführen sei. Er geht dabei von der Annahme aus, daß die diprotodonten Beutler infolge ihres unscharfen Gebisses den Parasiten nicht so nachstellen könnten, wie die polyprotodonten Beutler, und deshalb ein anderes Organ zu deren Beseitigung ausgebildet hätten.

Bei näherer Betrachtung muß man zwei Möglichkeiten des Parasitenvorkommens trennen. Es kann eine Parasitenspecies auf einem bestimmten Wirt sehr zahlreich auftreten, es können aber auch mehrere verschiedene Parasitenarten auf einem bestimmten Wirt vorhanden sein. Der erstgenannte Fall würde für die Jonessche Ansicht sprechen, doch konnte ich in der Literatur keine Angaben finden, die diese Annahme bestätigt hätten. Die genaue Untersuchung der zweitgenannten Möglichkeit ergibt ein von der Ansicht Jones' abweichendes Bild.

Es ist auffallend, daß von der großen Anzahl der aufgeführten Ectoparasiten (Mallophagen, Ixodiden, Siphonapteren) nur ein sehr kleiner Prozentsatz specifisch für bestimmte Beuteltierwirte ist. Diese verhältnismäßig kleine Gruppe, die zudem wohl nur von den Mallophagen und Siphonapteren gebildet wird, erfährt noch eine weitere Einschränkung,

da sowohl diprotodonte wie polyprotodonte, didactyle wie syndactyle Beutler als Wirte auftreten. Bei der Mehrzahl jedoch findet sich eine meist über die Beuteltiere hinausgreifende Mehrwirtigkeit, insbesondere bei allen Ixodiden, die von Beuteltieren bekannt sind. Dieses Auftreten auf den verschiedensten Wirbeltierformen (meist Säugetiere) macht es wahrscheinlich, daß die auf den hier genannten Wirtsbeuteltieren lebenden Parasiten lediglich Überläufer sind. Weiter zeigen einige anscheinend auf Beuteltiere beschränkte Parasitenarten (Siphonapteren), daß sie gleichzeitig auf didactylen und syndactylen Beutlern leben. Darüber hinaus ergibt die Zusammenstellung, daß die weitaus meisten Parasitenarten nicht, wie man annehmen müßte, auf den syndactyl-diprotodonten, sondern auf den didactyl-polyprotodonten Beuteltieren vorkommen. Anscheinend Jones widersprechend ist ferner die Tatsache, daß die mit einem normal ausgebildeten, polyprotodonten Gebiß versehenen Perameliden dessenungeachtet eine sehr hoch entwickelte Syndactylie aufweisen, wie bereits weiter oben näher ausgeführt worden ist. Bei den Stücken, die mir von Zoologischen Gärten und Tierhandlungen zur Verfügung gestellt wurden, konnte ich nur in einem Fall einige Siphonapteren feststellen, obwohl die Tiere teilweise frisch importiert waren.

Mallophaga.

Boopia bettongia Le Souef	*Aepyprymnus rufescens*
grandis Piag.	*Macropus rufus*
minuta Le Souef	*Macropus dorsalis*
notafusca Le Souef	*Macropus ualabatus*
spinosa J. u. H.	*Macropus ualabatus*
phanerocerata J. u. H.	*Perameles nasuta*
tarsata Piag.	*Phascolomys fossor*
uncinata J. u. H.	*Dasyurus maculatus*
Heterodoxus longitarsus Piag.	*Macropus giganteus*
	Canis familiaris
Paraheterodoxus insignis J. u. H. . . .	*Aepyprymnus rufescens*
Latumcephalum lesouefi J. u. H. . . .	*Macropus ualabatus*
macropus Le Souef .	*Macropus dorsalis*
Gummingsia peramydis Ferris. . . .	*Peramys domesticus*
maculata Ferris	*Caenolestes* spec.
Acanthomenopon horridum Harr.? . .	auf einem australischen Beuteltier 1922.

Ixodoidea (Neumann 1911, Nuttall 1911, 1915, Robinson 1926).

Haemaphysalis bancrofti Nutt. u. Warb.	*Marcopus dorsalis*
	Macropus giganteus
humerosa Nutt. u. Warb.	*Bettongia penicillata, Perameles nasuta*
cuscobia Cuv..	*Phalanger* spec.
Amblyomma triguttatum C. L. Koch .	*Macropus* spec., *Bos taurus, Ornithorhynchus, Equus cab.*
moreliae C. L. Koch . . .	*Macropus* spec., *Morelia argus, Varanus varius*

Amblyomma scutatum Neum.	*Didelphys pusilla, Iguana tuberculata, Bothrops lanceolatus, Noctilio albiventer, Cathartes urubu, Dasyprocta croconata*
cajennense F.	*Didelphys* spec., *Homo sapiens, Equus caballus, Bos taurus, Canis* fam. *Hydrochoerus capibara, Tamandua tridactyla, Bufo marinus*
Ixodes phascolomidis Neum.	*Phascolomys ursinus*
vestitus Neum.	*Myrmecobius fasciatus, Diemenia* (Schlange)
holocyclus Neum.	*Phascologale penicillata, Bos taur., Ovis aries, Canis familiaris, Sciurus*
ricinus L.	*Didelphys virginiana, omniphag!*
loricatus Neum.	*Didelphys virginiana, Didelphys quica, Didelphys sorex, Didelphis aurita*
angustus Neum.	*Didelphys azarae, Neotoma occidentalis, Sciurus Lepus*
imperfectus Neum.	*Didelphys pusilla*
hexagonus Leach.	*Didelphys* spec. *omniphag!*
australiensis Neum.	*Bettongia lesuluri, Canis*
fecialis Warb. u. Nutt.	*Perameles obesula, Dasyurus geoffroyi.*

Siphonaptera (Baker C. F.).

Lycopsylla novus Rothsch.	*Phascolomys mitchelli*
Ceratophyllus californicus Baker	*Marmosa elegans*
hilli Rothsch.	*Bettongia penicillata, Dasyurus viverrinus, Perameles nasuta*
ochi Rothsch.	*Didelphys* spec.
zethi Rothsch.	*Bettongia cuniculus*
Palaeopsylla rosenbergi Baker	*Metachirus opossum, Didelphys azarae*
Ctenophthalmus antiquorum Rothsch.	*Didelphys aurita*
Stephanocircus dasyuri Skuse	*Bettongia penicillata, Perameles gunni, Mus velutinus*
minerva Rothsch.	*Didelphys azarae*
simpsoni Rothsch.	*Dasyurus maculatus, Mus velutinus.*

Für den Nachweis der einschlägigen Mallophagen-, Ixodiden- und Siphonapteren-Literatur bin ich Herrn Prof. Dr. P. Schulze und Herrn Dr. F. Zunker, Berlin, zu Dank verpflichtet.

Zieht man außerdem andere Säugetierformen in Betracht, die gleichfalls unter Ectoparasiten leiden, teilweise in noch größerem Maße, und trotzdem keine derartigen Putzorgane entwickelt haben, so scheint der Schluß, daß die Syndactylie durch Parasiten primär verursacht sei, unberechtigt.

Inwieweit die Beschaffenheit des Felles bei der Bildung der Syndactylie maßgebend war, muß dahingestellt bleiben. Bei Formen wie *Phascolarctus cinereus*, *Trichosurus* und *Acrobates*, die ein dichtes wolliges Fell haben, mag die Annahme von Jones zutreffen. Dem stehen aber die

straffhaarigen Felle der Perameliden, einiger Känguruhs und der Didelphyiden gegenüber.

Dem gegen die Brandessche Ansicht gemachten Einwand, daß doch wohl die Putztätigkeit allein keine so auffallende Umformung zweier Zehen verursachen könne, sei hier die Bildung einiger anderer Putzorgane entgegengestellt. Bei verschiedenen *Aguti*-Arten, *Viscachas* und einigen Springmäusen findet sich auf der Medialseite des Fußes, am rückgebildeten Hallux eine starke Bürste, die aus straffen, medial gerichteten, borstenartigen Haaren besteht. Dies ist ein offensichtliches Putzorgan, dem allerdings keine anatomischen Veränderungen zugrunde liegen. Anders liegen die Verhältnisse beim Biber. Hier trägt die 2. Zehe des Hinterfußes eine doppelte Kralle. Diese ist gelenkig gegen die primäre Kralle angesetzt und kann durch feine Muskel- und Sehnenfasern zangenartig bewegt werden. Dadurch ist es ihr möglich, Schmutzpartikel und Parasiten im Fell zu erfassen und zu entfernen. Wir haben hier also ein Putzorgan, zu dessen Funktion anatomische Veränderungen notwendig geworden sind.

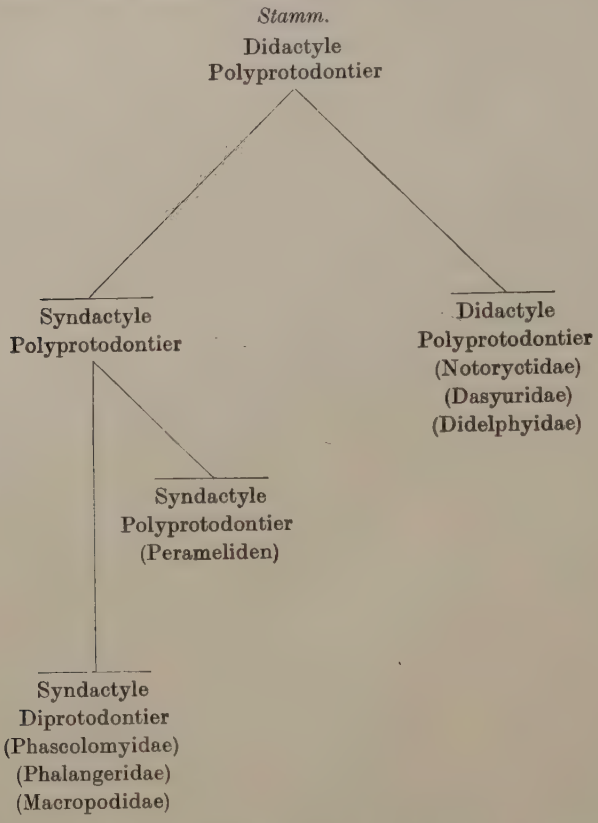
Die bei *Symphalanger* und *Potamogale* auftretende Syndactylie der der Beuteltiere gleichzusetzen, ist meiner Ansicht nach nicht angängig, obwohl *Potamogale* seine syndactylen Zehen, entsprechend ihrer Ausbildung, auch zum Putzen verwenden kann. Doch liegen hierüber keine Beobachtungen vor. Bei *Symphalanger* jedoch handelt es sich nur um eine gleichartige Erscheinung, die lediglich eine Folge der kletternden, hangelnden Fortbewegungsweise sein dürfte.

Syndactylie und Systematik.

Welcher geringe Einfluß bisher der Syndactylie in bezug auf die Systematik eingeräumt worden ist, habe ich bereits in der Literaturbesprechung erwähnt. Die vorangegangenen Besprechungen lassen aber erkennen, daß die Syndactylie bei den Beuteltieren einen sehr wichtigen Faktor darstellt.

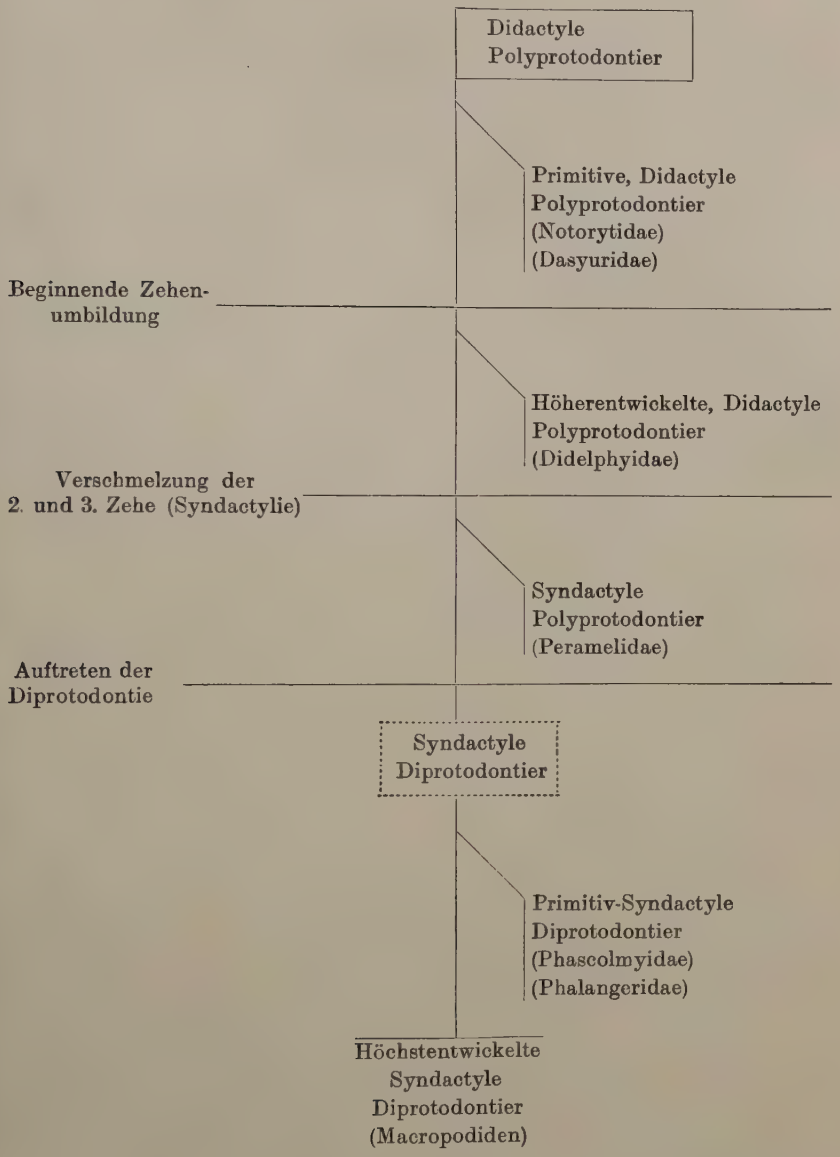
Als erster erkannte dies Jones (1923/25) und stellte dementsprechend die bisher geltende Systematik von Thomas (1888) und Trouessart (Catalogus mammalium) um. Da meine Untersuchungen geeignet sind, die Jonesschen Änderungen in der Systematik weitestgehend zu unterstützen, so sei kurz auf diese eingegangen. Jones stellt zunächst fest, daß nach der bisher gültigen Systematik die Syndactylie an zwei verschiedenen Stellen, die Diprotodontie dagegen nur an einer Stelle entstanden sein müßte. Man nahm bisher an, daß die Diprotodontie zeitlich eher als die Syndactylie aufgetreten sei. Jones wies nun darauf hin, daß es sehr wahrscheinlich ist, daß die bedeutend weiter verbreitete Syndactylie zuerst aufgetreten sei und sich erst dann, vielleicht zeitlich dicht anschließend, der Hauptteil der zunächst entstandenen polyprotodonten-syn-

dactylen Beuteltiergruppe zu den diprotodont-syndactylen Beutlern umgebildet habe. Danach stellt er folgendes Schema auf:



Dabei wird die alte Systematik aber nur äußerlich verändert, denn die anatomischen Zusammenhänge zwischen den einzelnen Familien, ob didactyl oder syndactyl, bleiben bestehen. Auf Grund meiner Befunde an den didactylen, polyprotodonten Didelphyiden und deren Unterformen kann ich die Jonessche Systematik nicht nur bestätigen, sondern noch entsprechend ergänzen.

Meiner Ansicht nach stellen die Didelphyiden eine Beuteltiergruppe dar, die auf einem Vorstadium der Syndactylie stehengeblieben ist. Die Didelphyiden stehen zwischen den primitiven didactylen und den primitiven syndactylen Beuteltieren. Die zur Zeit der Entstehung der Syndactylie mit den Didelphyiden auf einer Stufe stehenden Gruppen der heutigen syndactylen Beutler bildeten die Syndactylie weiter aus und spezialisierten sich zu den heute vorhandenen Formen. Schematisch dargestellt, dürfte die Entwicklung folgendermaßen aussehen:



Die Stellung der isoliert stehenden, nur in Zentralamerika lebenden Familie *Caenolestes* innerhalb der vorliegenden Systematik wird sich erst ergeben, wenn ausführliche anatomische Studien über diese Beuteltierform angestellt worden sind.

Ein genaues Studium der bisher nur wenig behandelten Perameliden

sowie Untersuchungen an einem umfangreichen embryologischen Material würden weiter dazu beitragen, die Frage nach der Ursache der Entstehung der Syndactylie zu lösen.

Zusammenfassung.

Die vorliegenden Untersuchungen der Syndactylie der 2. und 3. Zehe der Macropodiden und die allgemeinen Betrachtungen der übrigen syndactylen und didactylen Beuteltiere ergeben folgendes Bild.

Die syndactylen Zehen der Macropodiden sind weder ein rudimentäres noch ein in Rückbildung befindliches Organ, sondern stellen die höchste Stufe einer durch sämtliche syndactylen Beutler laufenden Entwicklung dar.

Bei den Macropodiden ist dies erkenntlich an der Umlagerung und Umformung der Knochen des 2. und 3. Strahles sowie der festgestellten Isolierung in der Muskelversorgung dieser Zehen. Beide Merkmale können nicht als Reduktionserscheinungen angesehen werden.

Die 2. und 3. Zehe der übrigen syndactylen Beuteltiere, einschließlich der polyprotodonten Perameliden, bilden anatomisch und morphologisch eine Entwicklungsreihe, die von dem primitiven Stadium des *Phascolarctus cinereus* fortlaufend zu der extremen Ausbildung bei den Perameliden und Macropodiden führt.

Parallel zu der anatomischen Umbildung der syndactylen Zehen verläuft die morphologische Veränderung der Krallen dieser Zehen, von der normalen bilateral-symmetrischen Kralle der primitiven Phalangeriden bis zu den asymmetrischen, speziell umgeformten Krallen der Perameliden und Macropodiden, bei denen nur beide Krallen gemeinschaftlich in Funktion treten können.

Die philogenetisch höchststehenden didactylen Beutler, die Didelphyiden, sind, soweit es sich an dem geringen Material feststellen ließ, ein didactyles Vorstadium der syndactylen Beuteltiere, gekennzeichnet durch die Volumenverringerung der Teile des 2. und 3. Strahles, sowie die beginnende Medialdrehung der 2. und 3. Zehe.

Daraus ergibt sich, daß der Syndactylie sowohl phylogenetisch als auch systematisch eine andere Stellung als die bisher eingenommene eingeräumt werden muß. Dies begründete Jones als erster ausführlich.

Das Vorkommen nur didactyler Beuteltiere in Amerika spricht für ein Entstehen der Syndactylie nach der Trennung des circumpolaren Südkontinentes.

Die Erscheinung, daß die so speziell entwickelte Syndactylie bei allen Diprotodontiern auftritt, außerdem aber noch in verschieden entwickeltem Maße bei den polyprotodonten Perameliden, macht es wahrscheinlich, daß die Syndactylie zeitlich früher als die Diprotodontie entstanden ist, entgegen den bisherigen Ansichten. Hiermit stimmen auch die

bei den Didelphyiden von WINGE und mir gemachten Beobachtungen überein.

Die Syndactylie ist bestimmt zunächst in Waldregionen bei Baumbewohnern entstanden (Didelphyiden, primitive Phalangeriden) und hat ihre Entwicklung zu dem speziell funktionierenden Putzorgan der Macropodiden erst beim vorübergehenden bzw. dauernden Übergang zum Bodenleben erhalten, auf Grund der dabei bedingten Änderung der Fortbewegungsart.

Als Folge davon ist auch die schließlich eingetretene Fixierung der Hinterbeinbewegung anzusehen, die sich darin äußert, daß die Drehungsachsen der Hinterbeingelenke senkrecht auf der Sagittalebene stehen, infolgedessen nur noch eine Bewegung parallel zur Sagittalebene möglich ist.

Der von JONES geäußerten Ansicht, die Entstehung der Syndactylie hinge mit dem starken Vorkommen der Mallophagen bei den diprotodonten Beuteltieren zusammen, kann ich nicht beipflichten, nachdem ich gezeigt habe, daß fast alle Beuteltiere gleichmäßig, nicht nur von Mallophagen, sondern auch von anderen Ectoparasiten, insbesondere Ixodiden und Siphonapteren, befallen werden. Hierbei widerspricht vor allem der JONESschen Ansicht, daß in mehreren Fällen dieselbe Parasitenspecies auf didactylen und syndactylen Beuteltieren zu finden ist.

Es bleiben schließlich für die Entstehung der Syndactylie zwei Möglichkeiten:

1. Die Entstehung nach DOLLO als Anpassungsfolge an die kletternde Fortbewegungsweise während des Baumlebens; und

2. die Entstehung nach BRANDES als Folge des ständigen Gebrauches der 2. und 3. Zehe zum Putzen, um rein mechanisch diesem Putzkamm eine größere Festigkeit zu geben.

Mit der DOLLOschen Annahme stimmt unbedingt der Zeitpunkt überein, denn aus allem ergibt sich, daß die Syndactylie bei Baumbewohnern entstanden ist. Der causalen Begründung DOLLOS widerspricht aber die Tatsache, daß die rezenten Formen syndactyler Baumbewohner, die Phalangeriden, das primitivste Stadium von Syndactylie aufweisen.

Für die BRANDESsche Ansicht sprechen hingegen die festgestellten anatomischen und morphologischen Veränderungen, die als Begleiterscheinungen der Syndactylie auftreten. Weiter sprechen die Beobachtungen von BRANDES und mir am lebenden Tier dafür, die zeigen, daß nicht nur syndactyle Beutler sich mit der 2. und 3. Zehe kratzen und putzen, sondern auch Didelphyiden und Dasyuriden unter gleichzeitiger Abspreizung dieser Zehen. Ferner unterstützt die Tatsache die BRANDESsche Annahme, daß die Zehen 2 und 3 offensichtlich von der Berührung mit der Unterlage abgehalten werden. Dies kann nur bezwecken, diese zum Putzen verwendeten Zehen sauber zu erhalten. Die zeitliche Ent-

stehung der Syndactylie während des baumbewohnenden Stadiums der Beuteltiere fügt sich in diese Ansicht ein.

Ich sehe nach allem die Syndactylie als funktionelle Anpassung an, sowohl in anatomischer, als auch morphologischer Beziehung, und nicht als eine infolge Nichtgebrauch erfolgte Degeneration.

Obwohl es auf Grund der Untersuchungsergebnisse leicht möglich erscheint, daß die Syndactylie als Anpassungsfolge an die mehr oder weniger ausschließliche Verwendung der 2. und 3. Zehe zum Kratzen und Putzen entstanden ist, so bleibt trotzdem vorläufig die Frage offen, durch welchen Umstand sie letzten Endes ausgelöst wurde.

Literaturverzeichnis.

Abel, O.: Grundzüge der Paläobiologie der Wirbeltiere. Stuttgart 1912. — **Albrecht, P.:** Beitrag zur Torsionstheorie des Humerus und zur morphologischen Stellung der Patella in der Reihe der Wirbeltiere. Diss. Kiel 1875. — Das Os intermedium der Säugetiere. Zool. Anz. **1883**. — **Alezais, H.:** Les muscles du membre postérieur du Kangourou. C. r. Soc. Biol. Paris **53** (1901). — Le membre pelvien du Kangourou. Bibliogr. Anat., Suppl.; C. r. Assoc. Anat. Paris, 4. Session **1902**. — **Alexander, W. B.:** A new species of Marsupial of the sub-family Phalangerinae. J. roy. Soc. West. Austr. **4** (1918). — **Anthony, R.:** Du rôle de la comparaison dans la localisation des tendons. C. r. Acad. Sc. Paris **137** (1903). — Adaption à la vie arboricole chez les Vertébrés. Ann. des Sc. natur. (9), Zool. **15**, (1912). — **Bailey, V.:** The combing claws of the Beaver. J. of Mammal. Baltimore **4** (1923). — **Baker, C. F.:** The classification of the american Siphonaptera. Proc. U. S. Nat. Mus. **29**. — **Bardeleben, K.:** Zur Morphologie des Hand- und Fuß-Skeletts. Sitzgsber. Jena. Ges. Med. Nat., N. F. **11** (1885). — Bemerkungen über die Bezeichnungen Flexor digitorm tibialis und fibularis. Anat. Anz. **5**, (1890). — Über die Hand- und Fußmuskulatur der Säugetiere. Ebenda **5** (1890). — Über Innervierung, Entstehung und Homologie der distalen Gliedmaßen-Muskeln der Säugetiere. Verh. anat. Ges. Münch., 5. Vers. 1891. — **Bensley, A.:** On the Evolution of the australian marsupials. Trans. Linnean Soc. Lond., Zool. Serie **1903—07**. — **Bolk, L.:** Beziehungen zwischen Skelett, Muskeln und Nerven der Extremität. Morph. Jb. **21** (1894). — **Brandes, G.:** Von den Känguruhs, Mitt. Zoo Halle, H. 6 (1906). — Beuteltiere. Ebenda, H. 8 (1908). — Bau des Känguruhfußes. Verh. Ges. dtsch. Naturforsch., 80. Vers., II. Teil (1909). — Von den Känguruhs. Mitt. Zoo Halle, H. 1 (1910). — **Braus:** Entwicklung der Form der Extremitäten und des Extremitätenskeletts. Entwicklungslehre von O. Hertwig **3** (1904). — **Brehm, A.:** Brehms Tierleben; Säugetiere. Leipzig 1912. — **Broek, A. J. v. d.:** Sympathisches Nervensystem der Säuger. Morph. Jb. **38**. — **Bronn, H. G.:** Allgemeine Zoologie (Säugetiere). Stuttgart 1850. — **Brocks, J. St.:** Variations in the nerve-supply of the lumbric. muscles in the hand and foot. J. of Anat. **21**. — On the short muscles of the pollex and hallux. Ebenda **22** (1887). — **Burmeister, H.:** Description detallada del Epiodon australe. Ann. Mus. publ. Buenos Aires 1868. — **Cahn, P.:** Känguruhs im Frankfurter Zoo. Zool. Beobachter, **48** (1907). — **Carlsson, A.:** Zur Anatomie des Notoryctes typhlops. Zool. Jb., Abt. Anat. **20** (1904). — *Hypsiprymnodon moschatus*. Vetenskaps Akad. Hdl. **52**, Nr 6. Stockholm 1913—19. — Über *Dendrolagus dorianus*. Zool. Jb., Abt. System. **36** (1914). — **Carson, R. D.:** Zwei Embryonen von *Macropus rufus*. Proc. Zool. Soc. Lond. **1912**. — **Cleland, J.:** Comparison of the upper with the

lower limbs. Quains Anat., 7. Ed. (1866). — **Coues, E.:** Antero-posterior symmetry. Med. Rec. New York 1870. — Osteol. and Molyog. of *Didelphys virginiana*. Mem. Bost. Soc. Nat. Hist. **2** (1872). — **Cunningham, D. J.:** The intrinsic muscles of the mammal. foot. J. of Anat. **12/13** (1878/79). — The nerves of hind limb of *Thylacinus* and *Cuscus*. Ebenda **15** (1881). — Report on the *Marsupialia*. The voyage of H. M. S. Challenger; Zool. **5**. London 1882. — The relation of nerve-supply to muscle-homology. J. of Anat. **16** (1882). — The flexor brevis pollicis et flexor brevis hallucis in man. Anat. Anz. **2** (1887). — **Cunningham, D. J.** und **Brooks:** The peroneus digiti quinti. Proc. roy. Irish Acad., 3. Ser., **1** (1889—91). — The value of nerve supply in the determination of muscle Homologies and Anomalies. J. of Anat. **25** (1891). — **Dobson, G. E.:** On the Homol. of long flexor muscles of the feet of Mammalia. J. of Anat. **17** (1883). — **Dollo, L.:** Les Ancètres des Masupiaux étaient-ils arboricols? Misc. Biol. Stat. Wimereux. Paris 1899. — Le pied du *Diprotodon* et l'origin arboricole des Marsupiaux. Bull. Sci. France et Belg. **23**. Paris et Lille 1900. — Le pied de l'*Amphiproviverra* et l'origin arboricol des Marsupiaux. Proc. verb. Soc. Belge Géologie **1906**. — **Eisler, P.:** Die Homologie der Extremitäten. Abh. naturforsch. Ges. Halle **19** (1891).— **Ellenberger-Baum:** Anatomie des Hundes. Berlin: P. Parey-Verlag 1891. — Handbuch der vergl. Anat. d. Haustiere, 16. Aufl., Berlin 1926. — **Emery, C.:** Zur Morphologie des Hand- und Fuß-Skelettes. Anat. Anz. **5** (1890). — Hand- und Beckengliedmaße der Beuteltiere. Semon, Zool. Forschungsreisen in Australien **2** (1897). — **Forbes:** On some points of the anatomy of the Koala. Proc. Zool. Soc. Lond. **1881**. — **Forster, A.:** Considérations sur la statique du pied chez le kangourou. Arch. Anat., Hist., Embryol. **5**. Strasbourg 1926. — **Förster, F.:** Description of a new Kangaroo, Novitat. Zool. **14** (1907). — **Frets, G. P.:** Variationen der Mm. peronei. Morph. Jb. **38**. — Über den Plexus lumbosacralis. Ebenda **40**. — **Garner, R.:** Comparison of the thoratic and pelvic limbs in mammalia. Rep. meet. brit. Assoc. **1871**. — **Gegenbaur:** Vergleichende Anatomie (1870). — Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Leipzig 1898. — **Glaesmer, E.:** Untersuchungen über die Flexorengruppe am Unterschenkel und Fuß der Säuger. Morph. Jb. **38**. — Die Beugemuskeln am Unterschenkel und Fuß der Marsupialier. Ebenda **41**. — Phylogenie des Musc. flex. dig. brevis. Ebenda **45**. — **Günther:** Die topographische Myologie des Pferdes. Hannover 1866. — **Guppy, H. B.:** Cuscus. The salomon islands (1887). — **Haughton, S.:** On the muscles of the marsupialia. Proc. roy. Irish Acad. **9** (1867). — **Heck-Matschie:** Das Tierreich. Hausschatz des Wissens **4** (1897). — **Heidsieck, E.:** Über das elastische Band an der Sehne des tiefen Zehenbeugers. Anat. Anz. **58** (1924). — **Hilzheimer, M.:** Die Biologie der Wirbeltiere. Stuttgart: Enke 1913. — **Humphry, G. M.:** On the Disposition and Homology of the extens. and flexor muscles of the leg and fore arm. J. of Anat. **3** (1869). — On the Disposition of the muscles in vertebrated animals. Ebenda **6** (1871). — On the comparison of the fore and hind limbs in Vertebrates. Ebenda. London 1876. — **Huxley, T. H.:** Handbuch der Anatomie der Wirbeltiere. Übersetzt von F. Ratzel. Breslau 1873. — On the application of the laws of evolution to arrangm. of the vertebrata etc. Proc. Zool. Soc. Lond. **1880**. — **Jones, F. W.:** Notes on *Notoryctes typhlops*. Trans. Proc. roy. Soc. South. Australia **45**. Adelaide 1921. — Notes on *Isoodon barrowensis*. Ebenda **46**. — Notes on *Dasyurus cristicauda*. Ebenda **47** (1923). — Notes on *Phascolarctus cinereus*. Ebenda **47** (1923). — Notes on *Myrmecobius fasciatus*. Ebenda **47** (1923). — The mammals of South Australia. Adelaide 1923—25. — **Kajava, G.:** Musculus palmaris brevis. Anat. Anz. **58** (1924). — **Klaatsch, H.:** Der kurze Kopf des M. biceps fem. und der Musc. semitendinosus. Morph. Jb. **29**. — **Knottnerus-Meyer:** Tiere im Zoo. Leipzig 1925. — **Koken, E.:** Paläontologie und Descendenz-

lehre. Jena 1902. — **Krefft, G.:** Notes on the fauna of Tasmania. Monthly Not. roy. Soc. Tasmania **1868/69**. — **Krieg, H.:** Beobachtungen an argentinischen Beutelratten. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **3**, (1924). — Chilenische Beutelratten. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **3**, (1924). — **Laville, A.:** Le *Didelphys cuvieri* Feuill. jeun. Naturalistes **1913**. — **Leche:** Beitrag zur Anatomie von *Myrmecobius fasciatus*. Verh. biol. Ges. Stockholm **3** (1891). — **Leisering-Müller:** Vergleichende Anatomie der Haussäugetiere. Berlin 1885. — **Longman, H. A.:** Phascolomys. Proc. roy. Soc. Queensland **29** (1917). — Origin and Distribution of Australian Marsup. Mem. Queensland Museum 8. Brisbane 1924. — **Lord, C. E.:** Tasmania Fauna. Pap. roy. Soc. Tasmania **1918**. — **Macalister, A.:** Phascolomys, *Sarcophilus*. Ann. a. Mag. Nat. Hist., Ser. 4, **5** (1870). — Further notes on *Sarcophilus*. Ebenda, Ser. **6** (1872). — The muscular anatomy of *Phascolarctus cinereus*. Ebenda, Ser. 4, **10** (1872). — **MacCormick, A.:** The myology of the limbs of *Dasyurus viverrinus*. J. of Anat. **21** (1887). — **Mahlstedt:** Sehnenscheiden und Schleimbeutel des Hundes. Diss. Königsberg 1908. — **Martin, P.:** Anatomie der Haustiere. Stuttgart 1922. — **Matthew, W. D.:** The arboral ancestry of the Mammalia. Amer. Naturalist **38** (1904). — **Mjöberg, E.:** On a new genus and species of marsupials. Vet. Akad. Hdl. **52**. Stockholm 1915. — **McMurrich-Playfair:** The Phylogeny of the plantar Musculatur. Amer. J. Anat. **4** (1905). — **Neumann, L. G.:** Das Tierreich. Berlin 1911. — **Nuttall, G. H.** and **Warburton, C.:** Ticks, a monograph of the *Ixodoidea*. 2, 3, Cambridge 1911, 1915. — **Owen, R.:** Notes on the fossil mammals of Australia. Philos. Trans. roy. Soc. cl. **4** (1871). — Notes on the Anatomy of *Dendrolagus*. Proc. Zool. Soc. Lond. **1865—67**. — On the osteology of the *Marsupialia*. Trans. Zool. Soc. London **8** (1874). — Researches on the fossil remains of the extinct mammals of Australia. Philos. Trans. roy. Soc. Lond. **1877**. — **Parsons, F. G.:** The morphology of the Achillestendon. J. of Anat. **28** (1894). — On the anatomy of Petrogale, compared with that of other kangaroos. Proc. Zool. Soc. Lond. **1896**. — The muscles of the mammals. J. of Anat. **32** (1898). — **Petit, M.:** Recherches et considérations sur la myologie comparée de la région jambière. Arch. of Anat., Hist., Embryol. **4** (1925). — **Playfair-Murrich:** The Phylogeny of crural flexors. Amer. J. Anat. **4**. Baltimore 1904. — **Pocock, R. J.:** Beaver. Proc. Zool. Soc. Lond. **1922/23**. — **Ramme, W.:** *Dactylopsila hindenburgi*. Sitzgsber. Ges. naturforsch. Freunde Berl. **1914**. — **Ribbing, L.:** Die distale Armmuskulatur der Amphibien, Reptilien und Säuger. Zool. Jb., Abt. Anat. **23** (1907). — Extremitätenmuskulatur. Lunds Univ. Arsskrift, N. F., Afd. 2, **5** (1909). — **Robinson, L. E.:** The genus *Amblyomma*. Cambridge 1926. — **Rosenfeld, M. C.:** Zur vergleichenden Anatomie des M. tibialis posticus. Anat. H. **11** (1899). — **Rothschild, W.:** Further notes on *Macropus magnus*. Novitates Zool. **14** (1907). — **Ruge, G.:** Zur vergleichenden Anatomie der tiefen Muskeln in der Fuß-Sohle. Morph. Jb. **4** (1878). — Untersuchungen über die Extensorengruppe am Unterschenkel und Fuß der Säuger. Ebenda **4** (1878). — **Ryder, J. A.:** On the laws of digital reduction. Ann. a. Mag. Nat. Hist. **1877**. — **Schlosser, M.:** Modific. Extremitäten-Skelettes der einzelnen Säugetierstämme. Biol. Zbl. **9** (1890). — **Schmalz, R.:** Atlas der Anatomie des Pferdes. Berlin 1924. — **Schmidtchen:** Schleimbeutel des Rindes. Mh. prakt. Tierheilk. **18** (1906). — **Schulze, P.:** Zur Einbettungstechnik nach Diaphenolbehandlung. Jb. u. Abh. naturforsch. Ges. Rostock, 3. Folge, **2** (1927/28, 1929). — **Sidebotham:** Myology of the *Chironectes variegatus*. Proc. Zool. Soc. Lond. **1885**. — **Sinclair, M. J.:** *Marsupialia* of the Santa Cruz Beds. Rep. Princeton Univ. Expeditions to Patagonia **4** (1906). — **Sonntag, C. F.:** Compared Anatomy of Koala and Phalanger. Proc. Zool. Soc. Lond. **3, 4** (1921). — Wombat, Phalanger, Koala. Ebenda **1922/23**. — **Stirling, Dr.:** *Notoryctes typhlops*. Trans. roy. Soc. South Australia. Adelaide 1888. — Further notes on the *Notoryctes typhlops*.

Ebenda. Adelaide 1891. — **Thomas, O.:** Catalogue of the Marsupials and Monotrem. in the collection of the British Museum. London 1888. — The species of the genus *Dactylopsila*. Ann. a. Mag. Nat. Hist. **1908**. — Notes on *Phascologale* and *Chaetocercus*. Ebenda **9** (1912). — **Thompson-Hiller:** The myology of the hind limb of *Notoryctes typhlops*. J. of Anat. and Phys. **39** (1905). — **Varaldi:** Untersuchungen über die dorsalen Muskeln am Unterschenkel des Menschen und der Säugetiere. Mailand 1901. — **Virchow, H.:** Mechanik der Tigerkrallen. Z. Säugetierkde (1926). — Mechanik des Hasenfußes. Ebenda **1928**. — **Vrolik, W.:** *Dendrolagus inustus* **1837**. — **Walter:** Sehnenscheiden und Schleimbeutel der Gliedmaßen des Hundes. Diss. Leipzig 1908. — **Weber, M.:** Die Säugetiere (1922). — **Wegener, A.:** Kontinente und Ozeane. Braunschweig 1929. — **Wilson, J. T.:** On the myology of *Notoryctes typhlops*. Trans. roy. Soc. South Australia **18** (1894). — **Windle-Parsons:** The anatomy of *Macropus rufus*. J. of Anat. **32** (1898). — **Winge, H.:** Fossile und lebende Beutler Brasiliens. E museo lundii **2** (1893). — **Young, A.:** The intrinsic muscles of the marsupialian hand. J. of Anat. **14** (1879). — The muscular anatomy of the Koala. Ebenda **16** (1882). — **Zittel:** Handbuch der Paläontologie.

Erklärung der Abkürzungen.

Astr. Astragalus.
C I—III Cuneiforme I—III.
Ca. Calcaneus.
cd.m.Sp. caudales, mediales Sprunggelenksband.
C.l. Caput laterale gastrocnemii.
C.m. Caput mediale gastrocnemii.
Cp.f. Caput fibulae.
cr.m.Sp. craniales, mediales Sprunggelenksband.
C.t. Crista tibiae.
D. I—V Digitus I—V.
d.m.S. Dorso-mediales Seitenband.
Fib. Fibula.
Gfl. C III Gelenkfläche mit dem Cuneiforme III.
Gfl.Calc. Gelenkfläche mit dem Calcaneus.
Gefl.Cb. Gelenkfläche mit dem Cuboid.
Gfl.Mt. IV Gelenkfläche mit dem Metatarsale IV.
l.S. laterales Seitenband.
M.add. V Musc. adductor digiti V.
M.e.h.l. Musc. extensor hallucis longus.
M.e.l. Musc. extensor longus digitorum.
M.e.l. IV Musc. extensor longus digiti IV.
M.e.l. II—V Musc. extensor longus digitorum II—V.
M.e.l. II, III Musc. extensor longus digitorum II, III.
M.fl.br. II—V Musc. flexor brevis digiti II—V.
M.fl.d.p.prof. Musc. flexor digitorum pedis profundus.
M.l. Margo lateralis tibiae.
Mm.l. Musculi lumbricales.
M.p.l. Musc. peronaeus longus.
M.p. IV Musc. peronaeus digiti IV.
M.p. V Musc. peronaeus digiti V.
M.p.t. Musc. peronaeus tertius.
M.pl. Musc. plantaris (= Musc. fl. dig. ped. sublimis).
M.pl.l. lateraler Abzweig der Plantarissehne.

M.popl. Musc. popliteus.
M.s. Musc. soleus.
M.t.a. Musc. tibialis anticus.
M.t.p. Musc. tibialis posticus.
M.tric.sur.C.l. Musc. triceps surae, Caput laterale.
M.tric.sur.C.m. Musc. tricepssurae, Caput mediale.
Mt I—Mt V Metatarsale I—V.
Mt.Ph.Gk. Metatarso-Phalangealgelenk.
N. Naviculare.
o.l. Sp. oberes laterales Sprunggelenksband.
Ph. I—Ph. III Phalanx I—III.
pl.m.S. plantares mediales Seitenband.
Ssb.Mt.Ph.Gk. Sesambeine des Metatarso-Phalangealgelenkes.
S.t.p. Sehne des Musc. tibialis posticus.
u.l.Sp. unteres laterales Sprunggelenksband.
U.M.p. IV Ursprungszone des Musc. peronaeus IV.
I—V Strahlen des Fußskelettes.

ZUR KENNTNIS DER GEOGRAPHIE UND ÖKOLOGIE DER DIPLOPODEN, BESONDERS NORDWESTITALIENS.

115. DIPLOPODEN-AUFSATZ.

Von

KARL W. VERHOEFF
(Pasing).

(Eingegangen am 15. Oktober 1929.)

Inhaltsübersicht.

Seite

a) Vorbemerkungen 219
b) Statistik der Exkursionen 220
A. Gebiet des Langensees. 220
B. Biella und Turin 221
C. Ceva, Mondovi, Cuneo. 222
D. Limone, S. Dalmazzo di Tenda, Ormea 222
E. Savona und Noli 223
c) Quantitativer Faunenvergleich zwischen Nordostalpen und Nordwestitalien 224
d) Die Beziehungen der Untergebiete in quantitativer Hinsicht 228
e) Die Beziehungen der Untergebiete in qualitativer Hinsicht 230
f) Charakterformen 234
g) Notizen über die Exkursionsgebiete 234
h) Die Zusammensetzung und Herkunft der Piemont-Fauna 244
i) Über die Hypothese der asiatischen Herkunft und die Eiszeitrelikten . 248
k) Haben die Edelkastanien eine Bedeutung für die *Diplopoden*-Fauna? . 263
l) Gibt es Beziehungen zwischen der Fauna der *Diplopoden* Deutschlands und Nordwestitaliens? 255
Verzeichnis der *Diplopoden* Deutschlands 256

a) Vorbemerkungen.

LATZELS bekanntes Handbuch der Myriapoden der österreichisch-ungarischen Monarchie (1880—1884) bedeutete auch für die Erforschung der *alpenländischen Diplopoden* das Anfangsstadium. Seitdem sind zwar ganz gewaltige Fortschritte gemacht worden, aber wir sind trotzdem zweifellos immer noch weit entfernt von einer Kenntnis aller in den Alpenländern lebenden Formen. Meine eigenen Studien erstreckten sich bisher, soweit es sich um die Alpenländer handelte, hauptsächlich auf die Zentralalpen (Schweiz und Tirol), sowie die Ostalpen (östlich von Tirol), während ich die Westalpen fast nur an ihrer südlichen Peripherie kennen gelernt habe. Da nun die Westalpen nicht nur hinsichtlich meiner persönlichen Tätigkeit, sondern ganz allgemein betrachtet bezüglich der

Diplopoden weniger erforscht sind als Zentral- und Ostalpen, und da ferner hinsichtlich der italienischen *Diplopoden Piemont* stark vernachlässigt worden ist, schien es mir eine lohnende und dringende Aufgabe, den piemontesischen Gefilden eine Forschungsreise zu widmen, welche ich in diesem Frühjahr vom 6. IV. bis 2. V. zur Ausführung brachte.

Wie richtig ich das piemontesische Vakuum in unseren Kenntnissen eingeschätzt hatte, ergibt sich aus der Tatsache, daß unter den 71 Arten und Unterarten, welche ich nachweisen konnte, nicht weniger als 26 neu für die Wissenschaft sind, d. h. 35%, ein ganz überraschendes Ergebnis für ein am Rande Mitteleuropas gelegenes Gebiet.

Da ich die Nova in einer Arbeit, betitelt „Über *Diplopoden* aus Italien, namentlich *Piemont*, 114. *Diplopoden*-Aufsatz" an anderer Stelle behandelt habe, muß darauf verwiesen werden.

Die hauptsächlichsten Plätze, an welchen Exkursionen von mir unternommen wurden, sind die folgenden:

Bellinzona im Tessin, Luino, Laveno und Stresa am Langensee, Umgebung von Biella an den Biellesischen Alpen. Tertiär-Mittelgebirge bei Turin. Quartär- und Tertiärgebiete bei Cuneo, Mondovi, Villanova und Ceva. Seealpen und Ligurische Alpen bei Limone, S. Dalmazzo di Tenda und Ormea. Riviera bei Savona und Noli. Mein Programm sollte mich noch an verschiedene andere Plätze führen, aber die für meine Exkursionen geeignete Zeit reichte nicht mehr dafür, weshalb ich mich mit dem Erzielten begnügen mußte. Trotz der reichlichen Erfolge bin ich aber keinen Augenblick darüber im Zweifel, daß meine Untersuchungen einer Fortsetzung bedürftig sind.

Wärmsten Dank schulde ich der Notgemeinschaft der deutschen Wissenschaft, deren Hilfe meine Forschungsreise ermöglichte.

In meinen „Studien über Ökologie und Geographie der *Diplopoden*, hauptsächlich der *Ostalpen*, 112. *Diplopoden*-Aufsatz", Z. Morph. u. Ökol. Tiere **15**, H. 1/2 (1929), habe ich eine Exkursionsstatistik für mehrere österreichische Alpenländer gegeben. Im folgenden soll eine ähnliche Untersuchung für die genannten *Westalpen*-Gebiete ausgeführt werden, wobei ich abermals die *Chilopoden* und *Isopoden* nur quantitativ zum Vergleich heranziehe.

b) Statistik der Exkursionen.

A. Gebiet des Langensees (11 Exkursionen).

1. *Bellinzona*, 6. IV., 300 m. 20 Stück im ganzen, 2 *Isopoden*, 15 *Chilopoden*, 2 *Ascospermophoren*, 1 *Polydesmus*. — Wolkenlos, Sturm!

2. *Bellinzona*, 2. V., 270 m. 6 Stück im ganzen, 1 *Isopode*, 2 *Chilopoden*, 3 *Iuliden*.

3. *Bellinzona*, 2. V., Kastanienwald 750 m. 10 Stück im ganzen, 1 *Isopode*, 7 *Chilopoden*, 2 *Iuliden*.

4. *Bellinzona*, 2. V., 850 m, Schlucht mit Erlen. 8 Stück im ganzen, 5 *Isopoden*, 2 *Chilopoden*, 1 *Ascospermophore*. — Gewitter!

5. Schluchten bei *Stresa*, 230—250 m. 60 Stück im ganzen, 11 *Isopoden*, 18 *Chilopoden*, 8 *Glomeris*, 8 *Polydesmiden*, 9 *Ascospermophoren*, 6 *Iuliden*.

6. *Mt. Mottarone*, oberste Zone 1200—1430 m. 21 Stück im ganzen, 10 *Isopoden*, 8 *Chilopoden*, 2 *Polydesmus*, 1 *Glomeris*.

7. *Mt. Mottarone*, 2. Zone mit Kastanienwald, 400—600 m. 51 Stück im ganzen, 12 *Isopoden*, 10 *Chilopoden*, 6 *Glomeris*, 2 *Ascospermophoren*, 1 *Polydesmus*, 20 *Iuliden*.

8. *Luino*, Laubwald auf Urgestein, 220 m. 33 Stück im ganzen, 14 *Isopoden*, 9 *Chilopoden*, 4 *Glomeris*, 2 *Polydesmiden*, 3 *Iuliden*, 1 *Ascospermophore*.

9. *Sasso del Ferro* bei Laveno, Südostfuß 220 m. 47 Stück im ganzen, 26 *Isopoden*, 5 *Chilopoden*, 12 *Iuliden*, 4 *Glomeris*.

10. *Sasso del Ferro*, 500 m. 45 Stück im ganzen, 7 *Isopoden*, 3 *Chilopoden*, 13 *Polydesmiden*, 3 *Glomeris*, 19 *Iuliden*.

11. *Sasso del Ferro*, 750 m, *Fagus*-Laub. 68 Stück im ganzen, 10 *Isopoden*, 6 *Chilopoden*, 44 *Iuliden*, 8 *Polydesmiden*.

B. Biella und Turin (9 Exkursionen).

1. *Turin*, Val Salice, 10. IV., 340—400 m. 50 Stück im ganzen, 13 *Isopoden*, 4 *Chilopoden*, 2 *Polydesmiden*, 9 *Ascospermophoren*, 22 *Iuliden*.

2. *Turin*, Val Salice, 27. IV., 340—400 m. 42 Stück im ganzen, 16 *Isopoden*, 7 *Chilopoden*, 2 *Pselaphognathen*, 4 *Ascospermophoren*, 1 *Glomeris*, 12 *Polydesmiden*, *kein Iulide*.

3. *Turin*, Nebental des Val Salice, 11. IV. 35 Stück im ganzen, 8 *Isopoden*, 9 *Chilopoden*, 3 *Glomeris*, 5 *Polydesmiden*, 9 *Ascospermophoren*, 1 *Iulide*.

4. *Turin*, Tal mit Buschwald und Lehm, 300 m, 9. IV. 3 Stück im ganzen, 1 *Isopode*, 1 *Chilopode*, 1 *Iulide*.

5. *Turin*, Superga, 640 m. 7 Stück im ganzen, 5 *Chilopoden*, 1 *Polydesmide*, 1 *Iulide*.

6. *Moncalieri*, an Mauern und unter Genist auf Sand, 11. IV., 240 m. 21 Stück im ganzen, 9 *Isopoden*, 6 *Chilopoden*, 1 *Ascospermophore*, 1 *Polydesmus*, 4 *Iuliden*.

7. *Biella*, Bachschlucht, 28. IV., 530 m. 132 Stück im ganzen, 23 *Isopoden*, 15 *Chilopoden*, 65 *Glomeriden*, 6 *Ascospermophoren*, 23 *Iuliden*.

8. *Biella*, Bachschlucht, 29. IV., 430 m. 20 Stück im ganzen, 2 *Isopoden*, 8 *Chilopoden*, 9 *Glomeris*, 1 *Iulide*.

9. *Santuario Oropa* bei Biella, 29. IV., Regen, Buchenzone, 1250 m. 5 Stück im ganzen, 1 *Polydesmus*, 4 *Iuliden*.

C. Ceva, Mondovi, Cuneo (8 Exkursionen).

1. *Mondovi*, 12. IV., Bachschlucht mit Konglomeratblöcken, 430 bis 450 m. 96 Stück im ganzen, 28 *Isopoden*, 9 *Chilopoden*, 30 *Glomeris*, 27 *Polydesmiden*, 2 *Iuliden*.

2. *Villanova* bei Mondovi, 13. IV., Urgebirgsgerölle, 630 m. 35 Stück im ganzen, 20 *Isopoden*, 8 *Chilopoden*, 5 *Glomeris*, 1 *Ascospermophore*, 1 *Iulide*.

3. Kalvarienberg bei *Villanova*, Kalkformation, 700 m, 13. IV. 65 Stück im ganzen, 23 *Isopoden*, 20 *Chilopoden*, 15 *Ascospermophoren*, 4 *Glomeris*, 3 *Iuliden*.

4. *Cuneo*, Quartär, Bahndamm mit Geröllen, 14. IV., 530 m. 61 Stück im ganzen, 17 *Isopoden*, 7 *Chilopoden*, 9 *Callipus*, 18 *Pselaphognathen*, 2 *Polydesmiden*, 8 *Iuliden*.

5. *Cuneo*, Quartär, Allee mit Wassergraben, 14. IV., 550 m. 28 Stück im ganzen, 12 *Isopoden*, 5 *Chilopoden*, 2 *Polydesmiden*, 9 *Iuliden*.

6. *Cuneo*, Quartär, Gerölle, Wasserlauf bei Kastanien, 20. IV., 520 m. 28 Stück im ganzen, 1 *Isopode*, 7 *Chilopoden*, 20 *Iuliden*.

7. *Ceva*, Hang des Burgberges, 24. IV., 500 m. 42 Stück im ganzen, 22 *Isopoden*, 9 *Pselaphognathen*, 3 *Glomeris*, 8 *Iuliden*.

8. *Ceva*, Burgberg, 24. IV., 600 m., Sandsteine. 123 Stück im ganzen, 25 *Isopoden*, 22 *Chilopoden*, 16 *Callipus*, 44 *Glomeriden*, 11 *Polydesmiden*, 5 *Iuliden*.

D. Limone, S. Dalmazza di Tenda, Ormea (20 Exkursionen).

1. Schieferberg bei *Limone*, 18. IV., 1400—1500 m, Buchenzone. 20 Stück im ganzen, 1 *Isopode*, 4 *Chilopoden*, 15 *Iuliden*.

2. *Limone*, Kalkberg, 19. IV., 1000 m, *Fagus*, *Corylus*. 62 Stück im ganzen, 22 *Isopoden*, 23 *Chilopoden*, 16 *Glomeriden*, 1 *Polydesmus*.

3. *Limone*, kahler Kalkbergrücken, 19. IV., 1200 m. 26 Stück im ganzen. 11 *Isopoden*, 1 *Chilopode*, 10 *Glomeriden*, 4 *Polydesmiden*.

4. *Limone*, kahler Kalkbergrücken, 20. IV., 1100 m. 31 Stück im ganzen, 10 *Isopoden*, 15 *Chilopoden*, 4 *Glomeriden*, 2 *Colobognathen*.

5. *Limone*, Kalkklippen an Bergkuppe, 18. IV., 1700 m. 5 *Chilopoden*.

6. *Tenda*, Kalkterrassen, 16. IV., 820 m, 71 Stück im ganzen, 27 *Isopoden*, 4 *Chilopoden*, 20 *Callipus*, 12 *Glomeriden*, 3 *Polydesmiden*, 5 *Iuliden*.

7. *S. Dalmazzo di Tenda*, 15. IV., Kastanienwald, 750 m. 39 Stück im ganzen, 3 *Isopoden*, 1 *Chilopode*, 16 *Glomeriden*, 2 *Ascospermophoren*, 3 *Callipus*, 3 *Polydesmiden*, 11 *Iuliden*.

8. *S. Dalmazzo di Tenda*, 17. IV., Kastanienwald, 750 m. 82 Stück im ganzen, 5 *Isopoden*, 21 *Chilopoden*, 8 *Glomeriden*, 5 *Ascospermophoren*, 3 *Polydesmiden*, 39 *Iuliden*.

9. *S. Dalmazzo*, 15. IV., Kastanienwald, 750 m. 89 Stück im ganzen, 9 *Isopoden*, 18 *Chilopoden*, 19 *Glomeriden*, 6 *Callipus*, 2 *Ascospermophoren*, 34 *Iuliden*.

10. *Vallone della Miniera* (westlich von S. Dalmazzo), 16. IV., 1400 bis 1500 m. 78 Stück im ganzen, 18 *Isopoden*, 16 *Chilopoden*, 1 *Glomeris*, 43 *Iuliden*.

11. *Vallone della Miniera*, 17. IV., 1100—1200 m. *Corylus*-Zone. 28 Stück im ganzen, 1 *Isopode*, 5 *Chilopoden*, 7 *Glomeriden*, 15 *Iuliden*.

12. *Ormea*, Hausruine im Kastanienwald, 22. IV., 830 m. 67 Stück im ganzen, 57 *Isopoden*, 5 *Chilopoden*, 5 *Polydesmiden*.

13. *Ormea*, Kastanienwald, 24. IV., 750 m, 12 Stück im ganzen, 4 *Isopoden*, 2 *Chilopoden*, 1 *Polydesmide*, 1 *Callipus*, 4 *Iuliden*.

14. *Ormea*, Felsennische mit tiefem *Castanea*-Laub, 22. IV., 750 m. 64 Stück im ganzen, 2 *Isopoden*, 7 *Chilopoden*, 4 *Glomeriden*, 14 *Polydesmiden*, 5 *Ascospermophoren*, 12 *Callipus*, 20 *Iuliden*.

15. *Ormea*, Kastanienwald, 23. IV., 900 m. 76 Stück im ganzen, 5 *Isopoden*, 17 *Chilopoden*, 12 *Glomeriden*, 3 *Polydesmiden*, 2 *Callipus*, 37 *Iuliden*.

16. *Ormea*, *Alnus*-Gebüsch, 23. IV., 900 m. 40 Stück im ganzen, 11 *Isopoden*, 4 *Chilopoden*, 24 *Gervaisien*, 1 *Iulide*.

17. *Ormea*, Triaskalk 1050 m, 23. IV. 37 Stück im ganzen. 11 *Isopoden*, 17 *Glomeriden*, 1 *Polydesmide*, 3 *Callipus*, 5 *Iuliden*.

18. *Ormea*, Buchenzone, 1250—1300 m, 23. IV. 82 Stück im ganzen, 15 *Isopoden*, 24 *Chilopoden*, 18 *Glomeriden*, 25 *Iuliden*.

19. *Ormea*, Kastanienwald, 21. IV., 950 m. 73 Stück im ganzen, 7 *Isopoden*, 21 *Chilopoden*, 17 *Polydesmiden*, 4 *Ascospermophoren*, 7 *Callipus*, 17 *Iuliden*.

20. *Limone*, Schieferberg unter Steinen bei Schneelagern, 1400 m, 19. IV. 9 Stück im ganzen, 8 *Chilopoden*, 1 *Polydesmus*.

E. Savona und Noli[1] (3 Exkursionen).

1. *Santuario* bei Savona, 25. IV. 112 Stück im ganzen, 29 *Isopoden*, 12 *Chilopoden*, 1 *Pselaphognathe*, 51 *Colobognathen*, 2 *Glomeris*, 5 *Polydesmiden*, 2 *Ascospermophoren*, 9 *Callipus*, 1 *Iulide*.

2. *Noli*, 26. IV., unter Steinen. 74 Stück im ganzen, 46 *Isopoden*, 6 *Chilopoden*, 11 *Callipus*, 13 *Iuliden*.

3. *Noli*, 26. IV., Küstengeklüft, Strandzone, 67 *Isopoden*.

Auf den vorgenannten 51 Exkursionen wurden verzeichnet 2407 Individuen:

a) 680 Stück *Isopoden*,
b) 437 „ *Chilopoden* und
c) 1290 „ *Diplopoden*.

[1] Da ich an der Riviera schon wiederholt *Diplopoden*-Forschungen unternommen habe, lagen die wenigen heuer dort ausgeführten Exkursionen außerhalb meines geographischen Programms, waren aber bestimmten Formen gewidmet.

Die *Diplopoden* aber verteilen sich wie folgt:

1. 360 Stück *Glomeriden* (nebst *Gervaisia*),
2. 161 „ *Polydesmoidea*,
3. 80 „ *Ascospermophora*,
4. 99 „ *Lysiopetaloidea*,
5. 507 „ *Iulidae* (nebst *Blaniulidae*),
6. 30 „ *Pselaphognathen*,
7. 53 „ *Colobognathen*.

Es sind aber vertreten die *Isopoden* auf *47*, die *Chilopoden* gleichfalls auf *47* und die *Diplopoden* auf *49* von den 51 unternommenen Exkursionen, d. h. wenn wir die drei Tiergruppen als *Ganzes* ins Auge fassen, dann zeigt sich, daß sie innerhalb der untersuchten Gebiete fast überall nebeneinander vertreten sind. Da von den zwei Exkursionen, auf welchen ich keinen *Diplopoden* beobachtet habe, die eine als Meerstrandexkursion, also als ein *diplopoden*feindliches Gebiet, in welchem überhaupt nur eine *Blaniuliden*-Art vorkommt, ausscheidet, so bleibt nur die einzige Exkursion bei *Limone*, D, Nr. 5, übrig, auf welcher kein *Diplopode* zur Beobachtung gelangte. Den Grund hierfür suche ich in diesem Falle darin, daß an der bewußten Bergkuppe die Schneeschmelze erst eben teilweise überstanden war; zugleich ist der Platz sehr exponiert gelegen.

Ganz außerordentlich verschieden vertreten sind dagegen die Hauptgruppen innerhalb der *Diplopoden*:

a) *Plesiocerata*	mit	10	Formen	vertreten	auf	30	Exkursionen
b) *Polydesmoidea*	„	13	„	„	„	31	„
c) *Ascospermophora*	„	10	„	„	„	18	„
d) *Lysiopetaloidea*	„	2	„	„	„	12	„
e) *Symphyognatha*	„	29	„	„	„	40	„

Die *Sympyognathen* sind somit die einzige Gruppe, welche hinter der Vertretung der *Diplopoden* im ganzen nur wenig zurückbleibt.

c) Quantitativer Faunenvergleich zwischen Nordostalpen und Nordwestitalien.

Interessant ist folgender Vergleich zwischen den Individuenzahlen in meinem 112. Aufsatz über Nordostalpengebiete und den hier über Nordwestitalien angegebenen.

Nordwestitalien 51 Exkursionen	—	*Nordostalpen* 44 Exkursionen
Im ganzen *2407* Individuen		*2379* Individuen (2754)
Auf eine Exkursion		
47,2 Individuen im Durchschnitt	—	*54* im Durchschnitt.

1. *Plesiocerata*	360 Stück	(205) Stück	*237*
2. *Polydesmoidea*	161 „	(250) „	*289*

3. *Ascospermophora*	80 Stück	(573) Stück	*663*
4. *Lysiopetaloidea*	99 „	—	—
5. *Symphyognatha*	507 „	(502) „	*580*
6. *Diplopoda* im ganzen	1290 „	(1530) „	*1773*
7. *Chilopoda* „ „	437 „	(170) „	*197*
8. *Isopoda* „ „	680 „	(679) „	*787*

Die eingeklammerten Zahlen rechts unter Nr. 1—8 geben die tatsächlich beobachteten Individuenmengen an, während die *nicht* eingeklammerten Zahlen rechts die Individuenmengen angeben, welche man bei Umrechnung auf dieselbe Zahl der Exkursionen (51) erhält, so daß dadurch die Zahlen für Nordwestitalien und Nordostalpen auf dieselbe Grundlage gebracht worden sind und damit für den Vergleich brauchbarer werden.

Wie kommt es aber, daß, obwohl von mir in beiden Gebieten ungefähr dieselbe Zeit und Mühe angewendet wurde, dennoch im Nordostalpengebiet sowohl im *ganzen* als auch bei *Isopoden* und namentlich *Diplopoden* allein eine erheblich höhere Individuenzahl erbeutet wurde als im Nordwestitaliengebiet?

An der Zahl der nachgewiesenen *Formen* gemessen, 56 *Diplopoden* für das im 112. Aufsatz behandelte Nordostalpengebiet und 71 für die erörterten nordwestitalienischen *Diplopoden*, müßte man, ebenso wie nach dem erheblich günstigeren Klima der nordwestitalienischen Gebiete, ganz im Gegenteil dort auch einen erheblich größeren Individuenreichtum erwarten! Das Verhältnis, wie es sich tatsächlich bei den *Chilopoden* ergeben hat, nämlich 170 (197) Individuen im Nordostalpen- und 437 Individuen im Nordwestitaliengebiet, hätte man auch bei den *Isopoden* und *Diplopoden* erwarten dürfen! Wie sollen wir also diesen scheinbaren Widerspruch verstehen?

Wenn trotz größerer Formenzahl und trotz günstigerer klimatischer Verhältnisse die Individuenzahl in Nordwestitalien bei *Diplopoden* und *Isopoden* geringer ist, dann sind hierfür nach meinen Untersuchungen folgende Verhältnisse als ursächliche zu betrachten:

I. sind die Exkursionen in den Nordostalpen im *Herbste*, in Nordwestitalien dagegen im *Frühjahr* unternommen worden. Wenn ich auch dem Winter 1928/29 trotz seiner extrem tiefen Temperaturen keinen namhaften Einfluß zusprechen kann, weil diese Bodenkerfe sich einerseits genügend zu verstecken wissen und andererseits auch an vielen Orten durch den Schnee geschützt wurden, so unterliegt es doch keinem Zweifel, daß in *jedem* Winter eine gewisse Anzahl von Individuen zugrunde geht, so daß im Frühjahr weniger Individuen auftreten als im Herbste, zumal wie ich in früheren Aufsätzen gezeigt habe, im Herbste die zahlreichsten Reifetiere zur Entwicklung gelangen.

II. spielen die *Waldverhältnisse* eine ganz hervorragende Rolle. Während in den untersuchten Gebieten der Nordostalpen ausgedehnte, *geschlossene* Wälder, teils Nadel-, teils Laubwälder herrschen, fehlen dieselben in meinen nordwestitalienischen Exkursionsgebieten fast vollständig, vielmehr sind dort an vielen Plätzen die *lichten Kastanienwälder*, die man auch verwilderte Baumpflanzungen nennen könnte, die charakteristische Heimat unserer Bodenkerfe. Während also in jenen nordostalpinen Gebirgen ein Überfluß an schattigen Plätzen gegeben ist, sind dieselben in diesen nordwestitalienischen weit spärlicher und zerstreuter zu finden. Es gibt zwar auch hier geschlossene Waldungen, aber sie tragen fast immer vorwiegend den Charakter von *Buschwäldern*, welche von den Sonnenstrahlen viel stärker durchdrungen werden als die älteren und dichteren Waldungen der deutschen Alpen. Kommt nun noch hinzu, daß die Wärmemenge in den italienischen Gebirgen auch an und für sich schon eine größere ist, dann muß der Gegensatz beider Gebiete notwendig ein beträchtlicher sein, d. h. unsere Bodenkerfe finden in den nordwestitalienischen Gebirgen durchschnittlich erheblich *weniger Deckung* als in den nordostalpinen. Schöner Buchenhochwald ist in den deutschen Alpenländern noch reichlich vertreten, während ich ihn in Nordwestitalien nur einmal traf, und zwar bei Oropa (Biella), aber gerade hier wurde ich durch heftige Regengüsse an normaler Arbeit gehindert. Die sonstigen Plätze in der Buchenzone (am Langensee, Col di Tenda und bei Ormea) besitzen nur Buchenbuschwald oder Buchengestrüpp, oder es wird, wie im Vallone della Miniera, der Buchenbuschwald durch *Corylus*-Zone ersetzt.

Die im Vergleich mit meinen nordostalpinen Exkursionen geringere Individuenmenge in den nordwestitalienischen Gebieten erklärt sich also einerseits aus der verschiedenen *Jahreszeit* und andererseits aus dem verschiedenen *Schutze*, welcher den sehr verschiedenartigen Waldverhältnissen entspricht. Daß die spärlichere Bewaldung Nordwestitaliens für die Bodenkerfe auch schlechtere Ernährungsverhältnisse bedingt, liegt auf der Hand.

Fassen wir jetzt die oben angeführten Zahlengegensätze für die *Diplopoden-Hauptgruppen* ins Auge, dann ergibt sich folgendes: Die einzige Gruppe, welche gegenüber den Nordostalpengebieten eine Steigerung, und sogar eine beträchtliche, aufweist, sind die *Plesioceraten*, denn diese allein können als Kugler sich durch Einrollung leicht und schnell gegen Wasserverlust schützen. Eine nur mäßige Abnahme der Individuenzahl zeigen die *Symphyognathen* (507 gegenüber 580). Hierbei ist aber ein sehr interessanter Gegensatz hinsichtlich der in beiden verglichenen Gebieten vorkommenden Formen zu beachten. In dem nordostalpinen Territorium wies ich nämlich unter 21 Formen 8 vorwiegende Humus- und Mulmbewohner nach, darunter 5 *Cylindroiulus*-Arten, in den nordwestitalie-

nischen Lokalitäten dagegen habe ich unter 29 Formen 14 vorwiegende Humus- und Mulmbewohner festgestellt, darunter 12 *Cylindroiulus*-Arten. Diese Unterschiede besagen aber mit anderen Worten, daß die durch ihre kürzeren Gliedmaßen und langsamere Bewegung mehr auf Eingraben angewiesenen Formen in Nordwestitalien stärker vertreten sind. Namentlich die schwerfälligeren *Cylindroiulus* bilden in den Nordostalpen nur ein Viertel der *Symphyognathen*, während sie in Nordwestitalien etwa zwei Fünftel ausmachen. Wenn aber im letzteren Gebiet die schnellfüßigeren Formen verhältnismäßig mehr zurücktreten, dann ist das eben eine Reaktion auf die natürlichen Verhältnisse, d. h. dem an Deckungen ärmeren Gelände vermögen sich diejenigen Formen am besten anzupassen, welche gewohnt sind, sich in Erde oder Humus zu vergraben.

Weit stärker als bei den *Symphyognathen* hat die Individuenzahl in Nordwestitalien bei den *Polydesmoidea* abgenommen und das trotz der Tatsache, daß dieselben in den Nordostalpen nur mit 6 Formen, in Nordwestitalien dagegen mit 13 Formen festgestellt wurden. Um dieses Verhalten der *Polydesmoidea* zu verstehen, müssen wir uns vergegenwärtigen, daß dieselben wegen der vorragenden Seitenflügel und des loseren Zusammenhanges der Rumpfringe nicht imstande sind, sich, wie ein Teil der *Iuliden*, durch Einwühlen gegen ungünstige Witterung zu schützen oder durch Einrollen, wie die *Glomeriden*. Es ist ferner zu berücksichtigen, daß die *Polydesmiden* für morsches Holz besondere Vorliebe haben, dieses aber in Nordwestitalien ihnen seltener geboten wird als in den deutschen Alpen.

Den gewaltigsten Unterschied zwischen den beiden Faunengebieten treffen wir aber bei den *Ascospermophoren*, indem deren Individuenzahl noch nicht einmal *ein Achtel* der nordostalpinen erreicht, obwohl hinsichtlich der vorkommenden Formen, 17 nordostalpine und 12 nordwestitalienische, bei weitem kein so enormer Gegensatz besteht. Als Gründe für diese extremen Unterschiede habe ich mehrere geltend zu machen. Zunächst spielt der schon erwähnte Unterschied der Jahreszeiten bei den *Ascospermophoren* eine besonders große Rolle, weil bei ihnen nicht wenige Formen einerseits im Frühjahr überhaupt nicht beobachtet werden und andererseits nur im Herbst als Geschlechtsreife anzutreffen sind. Sodann ist keine *Diplopoden*-Gruppe so stenotherm, feuchtigkeits- und deckungsbedürftig wie diese zarten *Nematophoren*, welche also der Gluthitze Italiens von allen *Diplopoden* am wenigsten gewachsen sind.

Endlich muß auch noch berücksichtigt werden, daß in Nordwestitalien den *Ascospermophoren* zahlreichere räuberische Bodenkerfe gefährlich werden als in den Nordostalpen, um so mehr, als sie die einzige größere *Diplopoden*-Gruppe sind, welche zu ihrer Verteidigung keine Wehrsäfte besitzt.

Man kann sagen, daß in die *Lücke*, welche durch die starke Verminderung der *Ascospermophoren* entstanden ist, die *Lysiopetaloidea* eingerückt

sind, welche durch den Besitz von zweierlei schärfsten Wehrsäften und einen größeren Körper den klimatischen Verhältnissen der Mittelmeerländer besser gewachsen sind.

Was nun schließlich die *Chilopoden* betrifft, welche bei unserem Vergleich ein den *Ascospermophoren* gerade entgegengesetztes Verhalten zeigen, so wissen wir bereits aus den Vergleichen der Faunen zahlreicher Länder, daß die *Chilopoden* im ganzen *wärmebedürftiger* sind als die *Diplopoden*, daher in wärmeren Ländern verhältnismäßig zahlreicher vertreten sind als jene. Dieselben Verhältnisse, geringere Bewaldung und höhere Wärme, welche die Individuenzahl der *Diplopoden* und namentlich *Ascospermophoren* verminderten, mußten also die Zahl der *Chilopoden* vermehren, zumal in den Südalpen verschiedene Gattungen von *Chilopoden* auftreten, z. B. *Himantarium*, welche den Nordalpen völlig fehlen.

d) Die Beziehungen der Untergebiete in quantitativer Hinsicht.

Die 51 von mir heuer in Nordwestitalien unternommenen Exkursionen habe ich oben in 5 geographische Untergebiete verteilt, nämlich:

a) das Gebiet des Langensees,

b) Biella und Turin mit den Colli Torinesi,

c) Ceva, Mondovi und Cuneo oder das südpiemontesische Quartär- und Tertiärgebiet,

d) Limone, S. Dalmazzo, Ormea oder das südpiemontesische Gebiet der Seealpen und Ligurischen Alpen,

e) Savona und Noli an der Riviera.

Von diesen fünf Untergebieten können nur b, c und d als Gebiete der *piemontesischen Fauna* zusammengefaßt werden, a dagegen gehört zum Gebiet der oberitalienischen Seen und e bildet ein Bruchstück der von mir auf mehreren früheren Reisen fast in ihrer ganzen Länge erforschten Riviera.

Auf diese Untergebiete verteilen sich meine Funde nach den Hauptgruppen in folgender Weise:

	Isopoda	*Chilopoda*	*Ascospermophora*	*Polydesmoidea*	*Plesiocerata*	*Symphyognatha*	*Lysiopetaloidea*	*Colobognatha*
a) Langensee	99	85	15	35	26	109	—	—
b) Biella und Turin .	72	55	29	22	78	57	—	—
c) Ceva, Mondovi, Cuneo	148	78	16	42	86	56	25	—
d) Limone, S. Dalmazzo, Ormea. .	219	201	18	43	168	246	54	2
e) Savona und Noli.	142	18	2	5	2	14	20	51
Im ganzen	680	437	80	147	360	482	99	53

Da die Zahl der Exkursionen in den fünf Gebieten verschieden ist, habe ich sie alle auf *je zehn* Exkursionen umgerechnet, wodurch wir folgende besser vergleichbare Zahlen erhalten:

	Isopoda	*Chilopoda*	*Ascospermophora*	*Polydesmoidea*	*Plesiocerata*	*Symphyognatha*	*Lysiopetaloidea*	*Colobognatha*
a) Langensee . *336,0*	90	77	13,6	31,8	23,6	100	—	—
b) Biella u. Turin . . . *347,5*	80	61	32,2	24,4	86,6	63,3	—	—
c) Ceva, Mondovi, Cuneo . . . *558,7*	180	97,5	20	52,5	107,5	70	31,2	—
d) Limone, S. Dalmazzo, Ormea . . *475,5*	109,5	100,5	9	22,5	84	123	27	—
e) Savona und Noli . . . *675,4*	473	60	6,6	16,6	6,6	46,6	66	—

Der *mediterrane* Einfluß macht sich in den Gebieten c, d, e viel stärker geltend als bei a und b, was sich nicht nur in dem Auftreten der in a und b gänzlich fehlenden Gattungen *Callipus* und *Fioria*, sondern auch in der bedeutend höheren Totalzahl der Individuen zeigt.

Die *Individuenzahl* nimmt in diesen Gebieten überhaupt von Norden nach Süden ständig zu, und diese Zunahme erfährt nur im Gebiet *d* eine Unterbrechung, welche darauf zurückzuführen ist, daß hier ein Teil der Exkursionen über 1000 m Höhe unternommen wurde. Mit Rücksicht auf diese Exkursionen im höheren Gebirge hätte man eigentlich mit einer noch stärkeren Abnahme der Individuenzahl rechnen müssen. Wenn also die Abnahme bei *d* nur eine mäßige ist, dann muß das darauf zurückgeführt werden, daß die tieferen Gebirgslagen bei *d* vielen Bodenkerfen sehr günstig sind. Ganz im Gegensatz zu dieser Zunahme der Individuenzahl nach Süden im allgemeinen sehen wir, daß die *Ascorpermophoren* in den Gebieten b bis e ständig mehr vermindert werden. Die Zahlen für die *Riviera* können wegen der geringen Zahl der Exkursionen und im Hinblick auf meine früheren Untersuchungen nicht als maßgebend gelten, trotzdem bringen sie wenigstens die durch das Meer direkt und indirekt bewirkte außerordentliche *Zunahme der Isopoden* richtig zum Ausdruck und zugleich den wenigstens relativen Rückgang der *Diplopoden*. Die starke Zunahme der *Lysiopetaloidea* (*Callipus*) in *e* gegenüber c und d harmoniert durchaus mit meinen sonstigen Erfahrungen in dieser Gruppe, d. h. sie bringt ganz richtig die hohe Verbundenheit derselben mit den klimatischen Verhältnissen der Mediterrangebiete zum Ausdruck.

Während die übrigen Gruppen sich statistisch mehr oder minder labil verhalten, zeigen sich die *Symphyognathen* und *Chilopoden* stabiler. Daß

die *Symphyognathen* im Gebiet *d* ihr Maximum erreichen, harmoniert durchaus mit der Vorliebe der meisten Arten für Wald, Gebirge und mäßige Wärme. Wenn die *Chilopoden* statistisch die geringsten Schwankungen zeigen, nämlich nur im Verhältnis 3:5 (höchst auffallend gegenüber den *Isopoden* im Verhältnis 1:6!), so entspricht das der Tatsache, daß sie die einzige ganz überwiegende *Räubergruppe* vorstellen und als solche notwendig einer stärkeren Zerstreuung im Raum bedürfen.

e) Die Beziehungen der Untergebiete in qualitativer Hinsicht.

Indem ich nachfolgend ein Verzeichnis der von mir im heurigen Frühjahr in Nordwestitalien festgestellten *Diplopoden* gebe, bringe ich gleichzeitig eine Übersicht über das Auftreten derselben in den fünf im vorigen besprochenen Untergebieten (s. Tabelle S. 231). Die Nova dieses Verzeichnisses werden bearbeitet in dem bereits oben angeführten 114. Aufsatz.

Eingeklammerte Kreuze (×) bedeuten, daß die betreffende Form in dem angezeigten Gebiet zwar noch nicht beobachtet wurde, aber aus anderweitigen Gründen dort mit größter Wahrscheinlichkeit erwartet werden darf. Die hochgradige *Lokalisierung* mediterraner Formen tritt uns hier in äußerst auffallender Weise entgegen.

Während nämlich in meinem 112. Aufsatz (man vergleiche daselbst die Tabelle auf S. 47 und 48) von 56 *Diplopoden*-Formen bei vier unterschiedenen Gebieten 10 Formen 4mal, 10 Formen 3mal, 11 Formen 2mal und 24 Formen nur 1mal vertreten sind, finden wir hier, wenn dabei von der letzten Spalte für *Riviera* abgesehen wird, daß von 65 Formen im ganzen: 6 Formen 4mal, 5 Formen 3mal, 12 Formen 2mal, aber 41 Formen nur 1mal vertreten sind.

Rechnet man das auf Prozente um, dann ergibt sich folgende Übersicht:

a) in den *Nordostalpen* machten

die 4mal vertretenen Formen 17,85% aus,
„ 3mal „ „ 17,85%,
„ 2mal „ „ 19,63% und

die nur 1 mal vertretenen Formen bilden *42,84%*. Dagegen

b) in *Nordwestitalien* ergaben sich für

die 4mal vertretenen Formen nur 9,22%,
„ 3mal „ „ „ 7,69%,
„ 2mal „ „ „ 18,45%,

während die nur 1mal vertretenen Formen auf *64,59%* angestiegen sind.

Hiermit ist zahlenmäßig zum Ausdruck gebracht, daß in südalpinen Gebieten die einzelnen Formen noch geringere Ausdehnung zeigen als in nordalpinen, oder daß mit anderen Worten die *Areale* der einzelnen Formen nach Norden größer werden.

	a	b	c	d	e
	Langensee	Biella, Turin	Cuneo Mondovi, Ceva	See- u. Ligurische Alpen	Riviera
Oxydactylon ligurinum VERH. ♀ *c*					×
Pyrgocyphosoma dalmazzense n. sp. ♀					×
„ „ *ormeanum* n. subsp. ♀ *c*					×
„ *tendanum* n. sp. ♀					×
Craspedosoma ruborum n. sp. ♀		×			
„ *simile, villanovae* n. subsp. ♀			×		
„ *taurinorum, serratum* ROTH. *c*	×				
Tessinosoma ligurinum n. sp. ♀ *c*				×	
„ *caelebs* VERH.	×	×	×		
Chordeuma silvestre KOCH *c*	×	×	(×)	×	
Microchordeuma scutellare, taurinorum n. subsp. ♀ *c*		×			
Verhoeffia gestri SILV. ♀					×
Polydesmus taurinorum n. sp. ♀ *c*		×	×		
„ *laurae* POC. *c*				×	×
„ *subulifer* BRÖL. *c*	×	×			
„ *verhoeffi* var. *savonensis* VERH. *c*		×	(×)	×	×
„ *clavator* VERH. ♀	×				
„ *harpagonifer* n. sp. ♀				×	
„ *barberii* LATZ. ♀					×
Brachydesmus sturanensis n. sp. ♀			×		
„ *superus* LATZ. (*genuinus*)				×	
„ „ *laurorum* VERH. ♀			×		×
„ „ *portofinensis* VERH. ♀ *c*		×	×	×	×
„ „ *bulgaricus* var. *verbani* n. var.	×				
„ „ *limonensis* n. subsp. ♀				×	
Mastigonodesmus verbani n. sp. ♀	×				
Microbrachyiulus lusitanus VERH.		×	×		(×)
Cylindroiulus castanearum n. sp. ♀ *c*		×		×	
„ *solis* VERH. ♀ *c*			×	×	×
„ *rubidicollis* VERH. n. n.	×				
„ *turinensis* BRÖL. ♀ *c*				×	
„ „ *fagorum* n. subsp ♀				×	
„ *teutonicus* var. *taurinorum* n. var. *c*		×	×		
„ *ignoratus* ATT.			×		
„ *zinalensis* FAËS	×				
„ (*Castaneoiulus*) *salicivorus* VERH. ♀ *c*	×	×			
„ (*Allotyphloiulus*) *dubius* n. sp. ♀ *c*	×				
„ (*Ormeoiulus*) *infossus* n. sp. ♀ *c*				×	
Dendroiulus latzeli (BERL.) *c*	×	×			

	a	b	c	d	e
	Langensee	Biella, Turin	Cuneo, Mondovi, Ceva	See- u. Ligurische Alpen	Riviera
Leptoiulus tendanus n. sp. ○				×	
„ *laurorum ophiiuloides* Verh. ○ *c*				×	×
„ „ *minierae* n. spbsp. ○				×	
„ *simplex, sassanus* n. subsp. ○	×				
„ „ *bielensis* n. subsp. ○		×			
„ *trilineatus, luganensis* Verh. *c*	×	(×)	×	×	
„ sp.		×			
„ *brölemanni* Verh.	×				
Ophiiulus rubrodorsalis Verh.	×				
„ *germanicus* Verh.	×	(×)	×		
Schizophyllum sabulosum Latz.	×	(×)	(×)	×	×
Heteroiulus intermedius Bröl. *c*	×	×	×	×	×
Pachyiulus oenologus Berl.					×
Leptophyllum dentigerum Verh. ○	×				
Nopoiulus sp. *c*	×			×	
Monacobates monoecensis, ormeanus n. supsp. *c*				×	(×)
Hirudisoma trivittatum n. sp. ○				×	
Fioria tuberculata Silv. ○ *c*					×
Callipus longobardius Verh. *c*			×	×	×
„ „ *ormeanus* n. subsp. *c*				×	
Onychoglomeris mediterranea Verh. *c*			×	×	×
„ *fagi* n. sp. ○				×	
Glomeris genuensis Latz. ○ *c*				×	×
„ *conspersa* Koch	×	×			
„ „ *tendana* n. subsp. ○ *c*				×	
„ *primordialis* n. sp. ○ *c*		×			
„ *guttata* Risso *c*	×	×	×	×	
„ *saussurei* Verh.				×	×
„ *ligurica* Latz. ○ *c*					×
Gervaisia ormeana n. sp. ○				×	
Lophoproctus lucidus Chal.		×	×	(×)	×
Polyxenus lagurus Latz.	(×)	(×)	×	(×)	×
Im ganzen: 71	24	24	21	37	(21)

Wir haben aus der quantitativen Tabelle (S. 229) ersehen, daß in den Gebieten a bis e die Individuenzahl von *Iso-*, *Chilo-* und *Diplopoden* steigt in den Zahlen 336, 347, 558, 475 und 675. Fassen wir die *Diplopoden* allein ins Auge, dann erhalten wir für je zehn Exkursionen bei

a) *169*, bei b) *206*, c) *281* und d) *265* Individuen, (e) *142*.

Vergleichen wir aber diese quantitativen Zahlen mit denen der qualitativen vorstehenden Tabelle:

a) 24, b) 24, c) 21, d) 37 und e) 21,

dann zeigt sich eine beträchtliche Differenz, d. h. wir sehen, daß die Ver-

teilung der *Individuen* und die Verteilung der *Formen* nicht vollständig miteinander harmonieren. Während in der quantitativen Tabelle das Maximum bei *c* liegt, also im südpiemontesischen Quartär-Tertiärgebiet, finden wir es in der allerentschiedensten Weise bei der qualitativen Tabelle bei *d*, also im Gebiet der Seealpen und Ligurischen Alpen. Die Menge der *Individuen* und die Menge der *Formen* sind also Erscheinungen, welche durch teilweise verschiedene Faktoren bestimmt werden.

Da die Menge der Formen bei a, b, c (und e) auffallend ähnlich ist, so fragt es sich, wie die hohe Formenzahl bei *d* zu erklären ist? Man könnte dafür einfach die *größere Zahl der Exkursionen* verantwortlich machen und das ist auch offenbar der Hauptgrund dafür, denn bei *a* wurden 11, bei *b* 9, dagegen bei *d* 20 Exkursionen unternommen. Fassen wir aber *a* und *b* zusammen, womit wir ebenfalls 20 Exkursionen erhalten, dann kommen wir auch auf *36* Formen, also fast dieselbe Zahl wie bei *d*. Dennoch ist das Gebiet *d* erheblich formenreicher, wenn man bedenkt, daß es sich im Vergleich mit a + b über ein Gelände erstreckt, welches kaum ein Drittel desjenigen von a + b ausmacht. Es unterliegt somit keinem Zweifel, daß unter den Gebieten a, b, c, d das letzte, d, die an Formen reichste Fauna aufweist, abweichend vom Verhalten der Individuenmengen.

Die Gründe für die reichere Fauna des Gebietes d, also der Seealpen und Ligurischen Alpen, sehe ich

1. in dem Einfluß der benachbarten reichen Rivierafauna,

2. in der größeren Mannigfaltigkeit der Lebensverhältnisse, welche schon durch die größeren vertikalen Abstände der Exkursionsplätze bedingt wird und also auch einer größeren Zahl von Arten Erfüllung ihrer Ansprüche bietet,

3. in dem Umstande, daß das ganze Gebiet montan-peträischen Charakters ist und damit den Ansprüchen der meisten *Diplopoden*, welche peträischen Untergrund bevorzugen, besser genügt als die Gebiete a, b, c, in welchen der peträische Charakter des Geländes teilweise nicht oder wenigstens in geringerem Grade zum Ausdruck kommt.

4. ist das Gebiet *d*, wenigstens im Vergleich mit *c*, auch erheblich wald- und holzreicher.

Die *Inkongruenz* von Individuenmenge und Formenzahl macht sich besonders deutlich bei den *Ascospermophoren*. Während die quantitative Tabelle lautet: a) 13,6, b) 32, 2, c) 20, d) 9 und e) 6,6, sind an Formen festgestellt: in a) 3, b) 4, c) 3, d) 6 und e) 1, d. h. mit anderen Worten, daß die individuenarmen Formen besonders in *d* vertreten sind.

Das Gebiet *d* hat sich überhaupt als das eigenartigste erwiesen, was sehr deutlich in der Zahl derjenigen Formen zum Ausdruck kommt, welche nach der vorigen Tabelle nur in *einem* der fünf Gebiete beobachtet wurden. Von diesen *41* Formen gehören zu a) 11, b) 4 (5), c) 3, d) 17, [e) 5].

An den nur in einem Gebiet beobachteten Formen besitzt also *d* allein fast soviele wie a, b, c zusammen. Die verhältnismäßig hohe Zahl (11) bei a entgegen *b* und *c* entspricht einerseits dem stärker ausgeprägten montanen Charakter von *a* und andererseits dem Umstande, daß a überhaupt einem anderen Faunengebiet angehört.

Natürlich haben wir unter den nur in einem Gebiet beobachteten Formen auch in erster Linie diejenigen zu finden, welche wir nach unseren heutigen Kenntnissen als *Endemiten* zu betrachten haben. Solche Formen aber, welche, in einem oder mehreren Untergebieten beobachtet, als Endemiten derselben zu betrachten sind, habe ich in der letzten Tabelle durch einen Kreis (○) gekennzeichnet. Es handelt sich um 39 Formen und somit um mehr als die Hälfte der ganzen erwiesenen Fauna (71).

f) Charakterformen.

Charakterformen eines bestimmten Gebietes können zugleich Endemiten sein, doch ist das nicht notwendig. Charakterformen sind für ein bestimmtes Gebiet besonders bezeichnend, teils wegen ihrer Häufigkeit, teils weil sie in allen anderen oder wenigstens in einem Teile der Nachbargebiete nicht vorkommen.

a) Als Charaktertiere des Langensees, aber der oberitalienischen Seen überhaupt, nenne ich *Craspedosoma taurinorum, serratum, Chordeuma silvestre, Polydesmus subulifer, Cylindroiulus salicivorus, Dendroiulus latzeli, Ophiiulus rubrodorsalis, Leptophyllum dentigerum.*

b) *Charaktertiere* der Colli Torinesi sind *Craspedosoma ruborum, Microchordeuma scutellare taurinorum, Polydesmus taurinorum.*

c) Für die südpiemontesischen Quartär-Tertiärgebiete sind bezeichnend *Cylindroiulus teutonicus* var. *taurinorum, Callipus longobardius* und *Onychoglomeris mediterranea.*

d) Charaktertiere der Seealpen und Ligurischen Alpen sind die verschiedenen *Pyrgocyphosomen, Cylindroiulus castanearum* und *turinensis, Ormeoiulus infossus, Leptoiulus tendanus.*

e) *Gemeinsame* Charaktertiere von Gebiet *d* und *Riviera* sind *Polydesmus laurae, Cylindroiulus solis, Leptoiulus laurorum, Callipus longobardius, Onychoglomeris mediterranea, Glomeris genuensis* und *saussurei.*

Die einzige Art der obigen Tabelle, welche allen fünf Gebieten gemeinsam zukommt, ist *Heteroiulus intermedius*, zugleich eine Charakterform für den größten Teil von ganz Norditalien, abgesehen von den höheren Zonen der Gebirge.

g) Notizen über die Exkursionsgebiete.

Einige Bemerkungen über meine im heurigen April unternommenen und dieser Arbeit zugrunde liegenden Exkursionen dürften nicht überflüssig sein. Obwohl ich mich im allgemeinen einer günstigen Witterung

erfreuen durfte, wurde ich doch gleich am Anfang, 6. IV., in Bellinzona bei wolkenlosem Himmel und sonst milder Luft mit einem *Sturm* empfangen, welcher mir das Überschreiten des Tessintales unmöglich machte. Ein peinigender Staub erfüllte die Augen und machte sich selbst in geschützteren Schluchten bemerkbar. Kein Wunder, daß selbst an feuchten Stellen und unter nassem, dichtem Laub fast nichts zu finden war. Auf den Nachbarbergen war der Schnee größtenteils verschwunden, Kräuter- und Baumblüte stand in voller Pracht, die Roßkastanien schon im Blätterschmuck.

Die bei Stresa am Fuße des Mt. Mottarone am 7. IV. untersuchten Schluchten erwiesen sich trotz trockenen, sonnigen Wetters als günstig, indem wegen des *Quellenreichtums* kein Mangel an feuchten Plätzen herrschte, noch weniger an teilweise üppigen Massen von *Castanea-Laub*, welches für den größten Teil meines Untersuchungsgebietes überhaupt eine große Rolle spielt. Aufgefallen sind mir an verschiedenen Stellen schöne Gruppen von *Aspidium* und *Blechnum*. Bei der Abendkühle verließ *Salamandra maculosa* seine Schlupfwinkel. In den Bachbetten sind Gneistrümmer und Granitblöcke sowie wilde Geröllmassen bunt durcheinander gestürzt. Der Kastanienbuschwald herrscht vor, doch finden sich auch manche ältere Bäume, wenngleich nicht so zahlreich und malerisch wie in Ligurien.

Am Mt. Mottarone lassen sich leicht vier Zonen unterscheiden: die unterste betrifft die eben genannten quellenreichen Schluchten. Die zweite Zone von etwa 400—600 m zeigt im allgemeinen dasselbe Gepräge wie die Schluchten, liegt aber über diesen und ist daher an Wasser und Schuttmassen ärmer.

Als dritte Zone von 700—1100 m, ein Gebiet, welches zugleich weniger abschüssig ist als die drei anderen Zonen, folgt ein Revier von steppenartigem Charakter, öde Matten von sandig-lehmigem Boden, weithin nur mit Gras und *Pteris* bewachsen, aber auch mit viel Heidekraut und *Spartium*-Gestrüpp, am 8. IV. geschmückt durch zahllose weiße und violette Blüten von *Crocus*.

Diese dritte, steppenartige Zone wirkt für viele Bodenkerfe geradezu als ein *Sperrgebiet* zwischen der zweiten und vierten Zone! Daß ich in diesem Revier selbst an einigen nassen und moosigen Plätzen gar nichts erbeutete, ist begreiflich, wenn man bedenkt, daß diese Gefilde unter den sengenden Sonnenstrahlen geradezu wüstenartig werden müssen. Die besonderen Hoffnungen, welche ich auf die oberste Zone, das Gebiet von 1100—1490 m, setzte, erfüllten sich nicht, was zum geringeren Teil an der Jahreszeit, zum größeren aber sicher an dem geschilderten Steppensperrgebiet liegt. Diese oberste Zone sticht von der dritten scharf genug ab, nicht nur durch ihre steileren Hänge, sondern auch durch ihre Flora, indem Bergerlen und Rhododendren einen teilweise dichten Buschwald

liefern, in welchem streckenweise noch Schneelager sich ausbreiteten und der Boden teilweise gefroren war. Trotzdem zeigten sich zahlreiche Steine sowohl von der Sonne erwärmt, als auch in feuchtem Humus günstig gelegen, aber die Fauna extrem arm. Selbst die schönen Farnbestände änderten daran nichts. Die hübschen Rhododendrengebüsche bargen an unseren Tiergruppen rein gar nichts.

Die wenigen von mir erbeuteten *Diplopoden* befanden sich nicht weit von Almhütten an einer feuchten Stelle unter Steinen neben üppig grünenden Kräutern. Ich habe also den Eindruck gewonnen, daß auch die Gipfelzone des Mt. Mottarone wegen zu geringer Ausdehnung und zu starker sommerlicher Erwärmung nur eine dürftige *Diplopoden*-Fauna beherbergt.

Daß das kleine als Colli Torinesi bekannte Mittelgebirge, in welches sich auch teilweise die Arme Turins erstrecken, unter dem Einfluß der Hauptstadt in seiner Natur starke Einbuße erlitten hat, ist nicht erstaunlich. Trotzdem hat es für einen rüstigen Fußgänger einen eigenen Reiz, aus dem Zentrum der Großstadt in die teilweise noch gut bewaldeten Täler und bis in halbwegs urwüchsige, stille Winkel zu wandern. Aber auch hier merkt man überall den schädigenden Einfluß des Menschen, um so mehr, als im allgemeinen wenig Gestein vorhanden ist, das den Bodenkerfen Deckung bieten kann. Einen gewissen Ersatz dafür bieten, wie in vielen Gegenden Italiens, die zahllosen an die Straßen und Wege grenzenden *Mauern*.

Eine derselben in der Höhe eines spärlich besiedelten Berges verdient hier besonders Erwähnung, weil ich dort die meisten Individuen von *Craspedosoma ruborum* n. sp. und *Microbrachyiulus lusitanus* Verh. erbeutete. In einem gepflasterten, aber einsamen Hohlwege zwischen den lose aufgeschichteten Mauern zweier Bergvillen in etwa 600 m Höhe warf die südliche Mauer ihren Schatten gegen den Hohlweg und schützte dadurch besonders die Basis der Mauer. An dieser Basis aber lief eine kleine gepflasterte Regenrinne entlang, welche jedoch durch etwa 10 cm hohe senkrechte Randsteine von der Mauer getrennt war. Zwischen Randsteinen und Mauer aber befand sich ein 2—3 Finger breiter Zwischenstreifen, in welchem sich etwas feuchtes Laub von *Quercus* und *Castanea* angesammelt hatte. In dieser geschützten Nebenrinne aber sammelte ich in etwa $^1/_4$ Stunde mehr, als ich vorher in zweistündiger Arbeit in den Wäldern und Schluchten zu erbeuten vermocht hatte. Die Nebenrinne ist zwar auch nicht für dauernden Aufenthalt geeignet, aber die Spalten der benachbarten Mauer gestatten den Tieren, sich nach Belieben in eine kühlere Tiefe zu verziehen.

Bei der berühmten Soperga (670 m) ist die Natur auch schon stark verwüstet, und der Wanderer, welcher sich durch die scheußliche, mit „Katzenköpfen" gepflasterte „Autostraße" nicht hat abschrecken lassen

(mir persönlich wurde sie durch ein militärisches Lastauto fast zur Todesstraße), kann sich wenigstens an dem Anblick der gewaltigen Trümmermassen entschädigen, welche aus dem Urgebirge der Westalpen dorthin verschleppt worden sind und das tertiäre Mittelgebirge stellenweise überlagert haben.

Das Südende des Turiner Berglandes ist bei Moncalieri durch seinen sandigen Boden ausgezeichnet und auch hier müssen stellenweise brüchige Mauern für die Dürftigkeit des Baumwuchses entschädigen. Für die Bodenfauna ist das ganze Turiner Bergland, soweit ich es kennen gelernt habe, insofern wenig günstig, als das Gestein fast immer als abgerundeter Schotter auftritt oder als Sandstein sehr schnell zerfällt.

In dem südpiemontesischen Quartär-Tertiärgebiet ist die Natur zwar auch schon stark durch den Menschen verdrängt worden, aber es fehlt wenigstens der üble Einfluß einer Großstadt, und die größere Nähe der Alpen und des Mittelmeeres macht sich in der Fauna deutlich bemerklich.

In einer tief eingeschnittenen Bachschlucht mit Konglomeratgeröllen, welche ich am 12. IV. unweit von Mondovi untersuchte, bilden *Hedera*, *Clematis*, *Rubus* günstige Dickichte, zumal viel Genist angetrieben ist. Obwohl sich hier die Fauna etwas reicher erwies als in den Turiner Bergen, beobachtete ich doch keinen einzigen *Ascospermophoren*.

Ein Gebirgstal oberhalb Villanova, 630 m, zeigte sich auch schon stark durch Kultur heimgesucht. Am Fluß und an den Hängen lagert in Massen Urgebirgsgeröll, in dessen Bereich fast nichts zu finden war. Aber auch an einem Berghang mit sehr quarzitreichem, dolomitartigem Gestein war trotz sonstiger günstiger Umstände, Geröll, Laub, Schatten und vorhergegangenem Nachtregen nicht ein einziger *Diplopode* zu erblicken. Die spärlichen Funde, welche ich anderweitig bei Villanova zu verzeichnen hatte, verdanke ich vielmehr einem liegenden Weidenstamm und dem mit *Alnus* bestandenen Ufer eines Bächleins.

Ein entschieden günstigeres Ergebnis brachte eine am Nordhang des Kalvarienberges bei Villanova in etwa 700 m Höhe unternommene Exkursion, obwohl dieser zeitweise von Pilgern überlaufene und aus einem sehr stark bröckelnden Kalk bestehende und terra rossa erzeugende Berg mir einen entschieden unvorteilhafteren Eindruck machte als das eben erwähnte Gebiet. Allerdings war an den öden Schutthalden meistenteils auch nichts aufzutreiben, dagegen erwies sich eine Stelle, deren Buschwald frisch abgeschlagen war, hierdurch besonders günstig, indem bisher versteckt gelegene Mulden mit Laub von *Quercus*, *Corylus* und namentlich *Populus tremula*, noch niedergedrückt und zum Teil reichlich durchfeuchtet vom noch nicht lange verschwundenen Winterschnee, bequem zugänglich waren.

13. bis 14. IV. erfolgte abermals nächtlicher Regen.

Ein hoher Eisenbahndamm bei Cuneo, dessen eine Flanke mehr nach

Norden gerichtet, durch *Clematis* und *Rubus* gut bewachsen ist und Massen von Geschiebeblöcken der verschiedensten Größen enthält, erwies sich um so vorteilhafter, als auch die Nachbarschaft wasserreich ist. Hier traf ich die nördlichen Vorposten von *Callipus* und *Lophoproctus*.

Unstreitig ein Paradies für Gliedertierforscher und Naturfreunde überhaupt ist S. Dalmazzo di Tenda in 700 m Höhe, rings von wilden, um Mitte April schneefreien Felsenbergen eingeschlossen. Die Kastanienwälder sind unstreitig die schönsten, welche ich je kennen gelernt habe. Von S. Dalmazzo zieht sich westlich durch das Porphyrgebirge ein Tal hinauf nach dem schon lange durch Bergwerksbetrieb bekannten Vallone della Miniera. Hundertjährige, knorrige und phantastisch verzweigte Edelkastanien wetteifern mit zerrissenen Felsen und wild durcheinander geschleuderten Felsstücken und Blöcken, der Natur einen ernsten und erhabenen Charakter zu verleihen. Hier gibt es noch morsche Kastanienstümpfe, an welchen sich Borkenstücke von einem halben Meter Länge ablösen lassen, gute Deckung für die den Mulm bewohnenden *Iuliden* und *Lithobiiden*. Zwischen den Felsen kann man Lager von Kastanienlaub finden, welche an Tiefe die Papierkörbe der größten Tageszeitungen übertreffen. Nicht selten findet man Stellen, an welchen, anscheinend auch wiederholt, die Fruchtschalen der abgeernteten Kastanien aufgehäuft werden. Sowohl diese als auch der von ihnen erzeugte Humus pflegen eine Reihe von Bodentieren anzulocken.

Wenn Italien auch im ganzen ein waldarmes Land ist, so kann man hier doch noch seine Freude erleben an den zahlreichen und mannigfaltigen Gestalten der Edelkastanien, unter denen 2-, 3- oder gar 4-hundertjährige keineswegs selten sind. Daß trotz des Holzhungers in Italien noch so viele ehrwürdige alte Bäume erhalten geblieben sind, verdanken dieselben freilich nicht, wie in Deutschland, der tief wurzelnden Liebe für den Wald, sondern lediglich dem Umstande, daß die Kastanien Fruchtbäume sind. Da der Fruchtertrag maßgebend ist, stellen auch diese oft so urwüchsig erscheinenden Berghänge doch eigentlich *wilde Baumgärten* vor, in welchen der Mensch dafür sorgt, daß nur die in gewissen Abständen sich befindenden Bäume erhalten bleiben.

Die Kastanien steigen im Vallone della Miniera nicht ganz bis zu 1000 m Höhe. Es folgt dann eine *Corylus*-Zone (also wieder Sträucher, deren Früchte auf den italienischen Tafeln beliebt sind) von 1000—1450 m, dichte, schöne und fast reine Bestände, denen gegenüber die Föhren und spärlichen Lärchen für die Bodenfauna kaum eine Rolle spielen.

Bei dem durch eine Talsperre erzeugten Miniera-See, etwa 1450 m hoch, war am 16. IV. die Südseite schneefrei, die Nordseite noch halb in Schnee vergraben. In schattigen Winkeln reichten übrigens die Schneelager bis 1100 m herab. Eine gigantische Felsenwelt umgibt diesen See und wird teilweise von schloßartigen Felstürmen überragt. Granit,

grüner und roter Schiefer sind mit Porphyr vermengt, doch herrscht letzterer vor.

Die von mir erbeuteten *Diplopoden* befanden sich teils unter *Corylus*-Laub, teils in Felsennischen unter *Rubus* und *Corylus*. In der Umgebung des Sees ist *Helleborus foetidus* häufig. Weiter nach oben werden die Hänge immer öder und kahler. Ihr Besuch wäre wegen der Schneelager zwecklos gewesen.

Wandert man von S. Dalmazzo nach Tenda, dann folgen schnell aufeinander Porphyr (Granit), Grünschiefer und Triaskalk und man kann keine schrofferen Gegensätze erleben, als sie uns hier in Flora und Fauna beim Wechsel vom Urgebirge zum Kalkgebirge begegnen. Die Kastanienbestände und die rauschenden Wasser der Berghänge verschwinden und im Kalkgebiet werden die Hänge kahler, *Artemisia*, *Rubus*, *Crataegus* und *Clematis* sind häufig. Nur hier bei Tenda im Gebiet des Triaskalkes begegneten mir auf dieser Reise *Glomeris saussurei* Verh. (neu für Italien) und *Armadillidium maculatum* Risso.

An einem durch Urschiefer gebildeten Berge bei *Limone* am Col di Tenda besuchte ich in 1400—1500 m Höhe einen Buchenwald, welcher rein busch- bis stangenartigen Charakter trägt, aber keinerlei ältere Bäume enthält. In den unteren Gebieten war selbst in der Nähe von Schneelagern trotz reichlichen Laubes nichts zu erbeuten, was anscheinend am Mangel des Unterholzes liegt, denn meine Funde stellten sich erst dann ein, als *Vaccinium* und *Rhododendron* auftraten und damit den Bodentieren Schutz und Humus geliefert wurde.

Dieser Urschieferberg wird überlagert von einem triassischen, 1650 bis 1700 m erreichenden Gipfel mit Kalkklippen, die sich nur nach Wanderung über verschiedene ausgedehnte Schneelager erreichen ließen. Obwohl die Nachbarschaft dieses Gipfels reichlich erwärmt und schneefrei war und einige *Chilopoden* und ein *Euscorpius* aus ihrem Winterschlaf erweckt waren, konnten *Diplopoden*, trotz reicher Laublagen unter *Fagus*-Büschen, nicht festgestellt werden.

Ein ganz anderes Bild bot sich mir an einem ebenfalls aus Triaskalk bestehenden Berge bei *Limone*, der in 1000 m Höhe mit *Fagus*- und *Corylus*-Wald teilweise besetzt ist und in dessen Felstrümmer auch Urgebirgsbrocken eingestreut sind. Obwohl hier nicht wenige Kugler (*Glomeriden* und *Isopoden*) erbeutet wurden und die Verhältnisse unstreitig recht günstig sind, da zahlreiche Felstrümmer mit dichtem Laub und dunklem Humus vermischt sind, reichliche Feuchtigkeit gegeben war und wärmere sowie kühlere Stellen reichlich abwechselten, konnte ich dennoch keines einzigen *Iuliden* ansichtig werden.

Der Nordhang des eben besprochenen Schieferberges bei *Limone*, welcher durch das Herausragen der Schichtenköpfe ausgezeichnet und daher reich an Klippen und umhergestreuten Steinplatten ist, zeigte in

1400 m Höhe zahlreiche Schneelager und einen höchst eigenartigen *Fagus*-Buschwald, dessen einzelne Sträucher teils durch Stürme, teils durch den Fraß der Ziegen und Schafe einen geradezu polster- und krummholzartigen, knorrigen Niederwuchs erhalten haben. Innerhalb dieser dichten Strauchpolster wird natürlich das Laub gut zusammengehalten und geschützt, aber trotzdem machte ich keine Funde. Unter Hunderten scheinbar sehr günstiger, durch Schneeschmelze reichlich befeuchteter und teilweise in Rasen gebetteter Steine waren zwar viele Ameisenkolonien zu sehen, aber nur wenige *Chilopoden*, während *Diplo-* und *Isopoden* sogar vollständig fehlten. Daß auch dieser scheinbar so günstige Berghang so wenig bot, muß ich teils auf die Einwirkung der Sommermonate zurückführen, teils auf den Umstand, daß die Steintrümmer alle nur oberflächlich liegen, aber keine Spalten und Gerölle gegeben sind, innerhalb welcher die Bodenkerfe vor der Sommerhitze Schutz finden könnten.

In dieser Hinsicht erwies sich ein triassischer Bergrücken von 1100 bis 1200 m östlich von *Limone*, obwohl er nur hier und da einige spärliche Büsche trägt, als wesentlich günstiger, wobei aber noch der Umstand mitwirkt, daß dieser Bergrücken zwischen seinen Steintrümmern Humusmassen führt von einem Walde, welcher ihn einst gekrönt hat. Nur von diesem Kalkbergrücken kenne ich *Brachydesmus superus*, *limonensis* und *Hirudisoma trivittatum*. *Onychoglomeris* machte sich hier in Steinhaufen mit Humus unter Genist und teilweise *Rosa*-Gestrüpp schon durch die gewaltigen Haufen seiner charakteristischen Kotballen bemerklich. Auch an der Zahl der *Isopoden* zeigte sich, wie viel mehr dieselben durch Kalk- als durch Urgestein angelockt werden.

Eine Exkursion, welche ich am 20. IV. bei Cuneo in den weiten Pflanzungen des quartären Schottergebietes des Cesso unternahm, litt unter Wärme und Trocknis. Selbst am Fuße alter Kastanien war kein Leben mehr zu entdecken. Nur wo Wasserläufe rieselten, hatten Bodenkerfe ausgehalten und an einem derselben war *Cylindroiulus teutonicus* var. *tauerorum* zwischen meist ganz nassen Blättern in Menge anzutreffen.

Die Verhältnisse bei *Ormea* ähneln in vieler Hinsicht denen bei S. Dalmazzo di Tenda, wenn auch die Gebirgsszenerien nicht so großartig sind. Indessen verleihen die wilden Felskulissen, welche gegen den hier schon einen ansehnlichen Fluß bildenden Tanaro abstürzen, der Gegend ein romantisches Gepräge und zum ersten Male hatte ich hier Gelegenheit, ganze Scharen von Felsenschwalben zu bewundern, die mit unübertrefflicher Sicherheit dicht an den zahllosen Zinken der Felsen dahinsausen und dann wieder in elegantestem Gleitfluge sich auf die Wasserinsekten am Tanaro herabstürzen. Was sind alle die lärmenden menschlichen Luftmaschinen für ein armseliges Machwerk gegen diese Meister der Lüfte!

Hinsichtlich der Menge und Schönheit seiner Kastanien kann sich das Gebiet von Ormea mit dem von S. Dalmazzo messen. Die genannten

Felskulissen über dem Tanaro gehören dem triassischen Kalkgebirge an. Ist man aber über diese durch eine enge Schlucht hinaufgestiegen, dann gelangt man an sanftere Abhänge einer Schieferformation, wo ich Kastanien bis zu 1 1/4 m Durchmesser gemessen habe.

Am 22. IV. erfolgten zeitweise Regenböen, auch etwas Hagel, aber kein Gewitter. Einer dieser heftigen Regenschauer veranlaßte mich, in einer halb zerfallenen, einsam im Kastanienwalde gelegenen Steinhütte Trümmer und den sehr reichlichen dunklen Humus, sowie morsche Bretter zu untersuchen. Wie man aus der Exkursionsstatistik ersieht, bleibt diese Exkursion durch eine Hausruine quantitativ nicht hinter dem Durchschnitt der anderen Ormea-Exkursionen zurück, aber sehr auffallend ist das Überwiegen der kleinen Asseln.

Im Gebiet von Ormea erwiesen sich ebenfalls Ansammlungen von Kastanienfruchtschalen und deren Humus als vorteilhaft, besonders bei Vermengung mit Trümmerstücken von Schiefer. Am 22. IV. zeigte sich der Himmel so bezogen, daß ich schon bei 900 m Höhe in die Wolkenschwaden gelangte. Die Buchenzone untersuchte ich am 23. IV. bei 1250 bis 1300 m Höhe nach starkem Regen, der Schnee war vollständig geschwunden. Auch hier fehlen ältere Bäume und die Stangenbuchen herrschen vor. Kalk- und Schiefertrümmer sind bunt gemischt.

Ein reiner triassischer Kalkhang in 1050 m Höhe, kahl, aber mit *Crataegus* und *Helleborus foetidus* bestanden, verdient als höchster Fundort von *Callipus longobardius* Erwähnung. Interessant war auch in 900 m Höhe eine Schlucht im Schiefer- und Kastaniengebiet. Hier rieselte ein kleines Bächlein zwischen *Alnus* und *Populus tremula* und das Laub dieser mischte sich mit dem von *Castanea* und wurde durch kriechenden *Rubus* zusammengehalten. Es ist das der einzige Platz, an welchem von mir auf dieser Reise *Gervaisien* erbeutet wurden.

Da unter *Castanea*-Laubmassen, auch wenn sie tief sind und die unteren Lagen naß, meistens wenig zu finden ist, möchte ich darauf aufmerksam machen, daß eine reichere Ausbeute dann am ehesten zu erhoffen ist, wenn diese Laubmassen sich in Winkeln oder Felsnischen einer wasserführenden Schlucht oder im Schatten einer roh aufgeschichteten Mauer befinden, oder wenn dem Laub Humus oder Fruchtschalen, oder beides, eventuell auch Kot von Mensch oder Tier beigemischt ist.

Östlich von *Ceva* erhebt sich mit einer steil nach Westen abstürzenden Wand der schon von der Bahn aus auffallende Burgberg, dessen Gipfel die ausgedehnten Trümmer einer Ruine zeigt, deren Stallungen wie Höhlenwohnungen in den weichen Sandstein eingegraben sind. Die Burgmauern und ihre Trümmer haben Deckung und Schlupfwinkel für zahllose Kerfe geschaffen, um so mehr, als auch Laubwald, namentlich *Quercus*, und dichtes Gebüsch mit viel *Clematis* genügenden Humus liefern. Der Platz würde noch günstiger sein, wenn nicht durch Menschen und

Schafe die schöne Burgumgebung mehr und mehr verwüstet würde. *Onychoglomeris mediterranea* ist dort so häufig, daß der Kot ganze Lager von Krümchen bildet. Am meisten überraschte mich bei den Burgtrümmern die Entdeckung einiger *Buddelundiellen*, auf welche ich in einer *Isopoden*-Arbeit zurückkommen werde.

Die übrige Umgebung von *Ceva* hat mir keinen günstigen Eindruck gemacht, da der vorherrschende Lehmboden den Kerfen zuwenig Dekkung bietet. Die tief eingeschnittenen tertiären Flußtäler machen auf den Unkundigen vielleicht einen verlockenden Eindruck, aber die Hänge sind so überaus trümmerig, daß die Bodenkerfe keine ausreichende Schlupfwinkel finden, vielmehr bei heftigen Regengüssen schutzlos hinweggespült werden.

Mein Versuch, die bisher nur bei Ferrania von Silvestri und mir gesammelte *Fioria tuberculata* Silvestri, eine der merkwürdigsten *Diplopoden*-Formen Italiens, auch in dem mehr gegen die Küsten zu gelegenen, ebenfalls dem Porphyrgebirge angehörigen Gegend von *Santuario* zu finden, gelang, indem ich in etwa 300 m Höhe in einer Felsenkluft, in von Humus durchsetztem Geröll, welches von *Castanea*-Laub geschützt war und offenbar Feuchtigkeit durch eine unsichtbare Quelle erhielt, etwa ein halbes Hundert Tiere erbeutete, teils Erwachsene beiderlei Geschlechtes, teils Larven verschiedener Stufen. Im Gegensatz hierzu erwies sich eine sonst recht günstig erscheinende Bachschlucht wenig ergiebig, teils wegen ungenügenden Laubes und Genistes, teils weil das *Rubus*-Gestrüpp zu dicht war und nur mit Beil hätte durchdrungen werden können, teils weil die Geröllblöcke zu lose lagern oder auch zu gewichtig sind.

Über die Gegend von Noli an der Riviera möchte ich folgendes bemerken. Der Kessel, in welchem das alte Fischerstädtchen lagert, gehört auf der östlichen Seite (Burgberg) zum Porphyr, auf der westlichen und ausgedehnteren zum Triaskalk. Dieser ist die Heimat des *Armadillidium quadristriatum* Verh., welches sich streng kalkstet erwies, indem es im Porphyrgebiet völlig fehlte. In einem Tal, welches das Kalkgebiet durchsetzt, hat ein Unternehmer den Versuch gemacht, das in Italien so seltene Eisen zu schürfen. Ein Geleise geht auf langer Strecke dem Wasserlauf entlang und erweckte bei mir stille Hoffnungen. Aber das Ende war für den Unternehmer eine große und für mich eine kleine Enttäuschung, denn trotz der schön befeuchteten Schlucht und der Kalksteine herrschte eine völlige Einöde, welche mir einmal wieder bewies, daß *eisenhaltiger* Untergrund den Bodentieren feindlich ist.

An einem westlichen Berghang mit *Quercus* und Oliven, streckenweise auch Macchie, war trotz Trockenheit und Wärme *Armadillidium quadristriatum* noch ziemlich häufig. Erstaunt war ich, an einem sonnigen Hang unter *Quercus*-Laub und *Erica arborea* noch einige *Cylindroiulus solis* Verh. anzutreffen.

Hinsichtlich der Bachschlucht, in welcher ich am 28. IV. oberhalb Biella an porphyroidem Berghang die merkwürdige *Glomeris primordialis* in 530 m Höhe entdeckte, sei noch erwähnt, daß unter dem reichlichen *Castanea*-Laub, soweit sich einfach *lehmiger* Untergrund zeigte, fast nichts zu finden war. Das änderte sich erst, als ich in die Nähe älterer Kastanien kam und der lehmige Grund von einem dunkel-humösen überlagert wurde. Das Gestein selbst tritt in dieser Schlucht nur wenig zutage.

Der Buchenhochwald bei dem Wallfahrtsort *Santuario-Oropa*, westlich von Biella, welcher sich bequem mit elektrischer Straßenbahn erreichen läßt, die übrigens die mehr als 700 m betragende Steigung ohne Zahnstange nur vermittels zahlreicher Windungen durchmacht, ist der einzige, den ich in meinem Exkursionsgebiet erreichte. Aber gerade dieser wurde mir durch strömenden Regen unzugänglich gemacht. Mein Versuch, trotzdem etwas zu erreichen, brachte mir zwar einige wichtige Diplopoden unter Felsstücken zwischen Schneelagern, aber eine eigentliche Untersuchung der *Fagus*-Waldplätze erwies sich als undurchführbar.

Als ich am letzten Apriltage abends den Langensee betrachtete, hätte ich die schwarze Flut, die dunkeln Berge und dräuenden Wolken eher für das Bild eines nordischen Fjordes halten können. Dennoch brachte der 1. Mai für die Untersuchung des Sasso del Ferro, die „schönste Berggestalt" am Langensee, recht günstige Witterung. Im ganzen ist dieser massive Kalkklotz schon arg verwüstet, indem seine vielfach steilen Hänge vorwiegend nur noch mit Gestrüpp bedeckt sind. Dennoch birgt er eine verhältnismäßig reiche, aber wegen der Ungunst der Plätze vorwiegend individuenarme Bodenfauna. Das einsam in einem Hochkessel etwas hinter der Kuppe des Sasso gelegene Dörfchen Vararo (725 m) hat offenbar viel zur Verwüstung des Berges beigetragen. Der kümmerliche Buchenbuschwald an der Kuppe des Sasso, welcher sozusagen nur noch in Fetzen übrig geblieben ist, führte zur Entdeckung des *Mastigonodesmus verbani*.

Zur Untersuchung einer recht günstigen Stelle am Südostfuß des Berges, wo ich trotz der sonnigen Lage zum ersten Male in den Südalpen unter einem in dunklem Humus gebetteten Block einen *Mesoniscus alpicolus* antraf, blieb leider nur noch wenig Zeit übrig.

Das unfreundliche Gesicht, welches mir Bellinzona beim Beginn meiner Exkursionstätigkeit gezeigt hatte, erschien auch wieder bei meiner letzten Unternehmung in 850 m oberhalb der Kastanienzone in einer Bachschlucht mit *Alnus*, wo *Lepidoniscus* nicht selten war. Ein schweres, vom Langensee her sich heranwälzendes Gewitter trieb mich zu schleunigem Talmarsch.

Als Merkwürdigkeit möchte ich schließlich noch erwähnen, daß am 3. Mai die Umgebung von Göschenen in der Talsohle fast schneefrei war, während auf der Südseite bei Airolo selbst die Bahngeleise noch in fußtiefem Schnee steckten.

h) Die Zusammensetzung und Herkunft der Piemontfauna.

Ein Verzeichnis der von mir in den fünf oben unterschiedenen Untergebieten beobachteten Formen und ihre Vertretung in denselben wurde schon im Abschnitt e) mitgeteilt. Auch eine Antwort auf die Frage nach der Zusammensetzung der Piemontfauna enthält die Tabelle (S. 231) insofern, als durch Kreis (○) 39 Formen gekennzeichnet sind, welche wir nach unseren derzeitigen Kenntnissen als *endemisch* betrachten müssen. Damit ist jedoch noch kein genaueres Bild darüber gewonnen, welche geographisch-systematischen Beziehungen die einzelnen Formen aufweisen, d. h. aus welcher Richtung dieselben in diese Gebiete gelangt sind, oder bei Endemischen, in welcher Richtung ihre nächsten Verwandten zu suchen sind.

Die Gattung *Oxydactylon* ist hauptsächlich aus den Zentralalpen bekannt. Da sie aber auch im etruskischen Apennin vertreten ist, stellt ihr Vorkommen in Ligurien die natürliche Brücke dar.

Pyrgocyphosoma ist eine italienisch-endemische Gattung, welche nur mit einer Art nach Süddeutschland übergreift, alle ihre Arten sind mehr oder weniger lokalisiert. Durch *tendanum* wird der Zusammenhang mit der Riviera belegt. *Craspedosoma ruborum* und *s. villanovae* weisen nach Norden, da das Hauptgebiet von *simile* nördlich der Alpen liegt und *ruborum* mit diesem nahe verwandt. *Craspedosoma taurinorum, serratum* ist außer in den südlichen Zentralalpen in der Schweiz vertreten, weist also nach Nordwesten. Die beiden *Tessinosoma*-Arten sind nicht nur als solche für Nordwestitalien endemisch, sondern überhaupt diese ganze Gattung.

Chordeuma silvestre stammt aus Frankreich, wo überhaupt im Süden die übrigen Arten als Endemiten auftreten. Auch *Microchordeuma scutellare* weist nach Westen, da die beiden anderen bekannten Rassen aus Frankreich und England erwiesen wurden. *Verhoeffia gestri* ist nicht nur im vorliegenden Falle, sondern überhaupt ausschließlich Rivieratier.

Polydesmus laurae und *barberii* sind ausgesprochene Rivieraarten. Da nun *taurinorum* und *harpagonifer* unstreitig nahe mit *laurae* verwandt sind, so haben wir hier einen natürlichen systematisch-geographischen Zusammenhang. *Polydesmus subulifer* ist Endemit der südwestlichen Zentralalpen und *verhoeffi* reichlich verbreitet in Frankreich, Westdeutschland, den Niederlanden und England, er weist also nach Nordwesten.

Der nächste Verwandte des *Brachydesmus sturansis*, nämlich *silvanus* Brölemann, lebt in Venetien und der verwandte *proximus* ist mit mehreren Rassen durch Italien, aber auch bis zu den Kanaren verbreitet.

Brachydesmus superus ist bekanntlich in Europa weit verbreitet, aber die Rassen *laurorum* und *portofinensis* sind zweifellos von der Riviera aus nach Piemont eingedrungen. *Mastigonodesmus* ist eine überwiegend ita-

lienische Gattung und *verbani* bildet einen ihrer Nordposten. *Microbrachyiulus lusitanus* ist weit verbreitet in der *West-Mediterranea*, wurde von mir aber auch für Dalmatien und Turkestan erwiesen.

Entschieden nach Norden weist uns *Cylindroiulus teutonicus*. Doch ist es vorläufig noch zweifelhaft, ob diese den Alpenländern fremde Form nach Oberitalien von der Riviera aus aktiv gelangt ist, oder aber passiv durch menschliche Verschleppung. Letzteres erscheint mir das Zutreffende zu sein. Die Verschleppung kann von Deutschland, Frankreich oder der Schweiz aus erfolgt sein.

Die der Untergattung *Alpicylindrus* Verh. angehörigen *Cylindroiulus*-Arten *solis* und *rubidicollis* bilden mit ihren Verwandten *verhoeffi* und *limitaneus* eine von der Riviera bis zu den südlichen Zentralalpen ausgebreitete Gruppe, die also hiernach in Piemont ihr Zentrum besitzt. *Cylindroiulus castanearum* und *turinensis* sind nicht nur westalpine Endemiten, sondern sie besitzen auch in *allobrogicus* einen nahen Verwandten, welcher ebenfalls westalpin ist. *Cylindroiulus zinalensis* dagegen weist sowohl nach seiner übrigen Verbreitung (Schweiz, Tirol, Südbayern), als auch hinsichtlich seiner Verwandtschaft nach Norden. Eine fremdartige Erscheinung ist der *Cylindroiulus ignoratus*, da er bisher nur aus Österreich und Jugoslawien bekannt ist, somit nach Osten weist. Die *Cylindroiulus salicivorus* und *infossus* sind um so sicherer als Endemiten zu betrachten, da sie die einzigen Vertreter von Untergattungen sind und mehr oder weniger reduzierte Augen aufweisen. Die Untergattung *Allotyphloiulus* gehört ebenfalls hauptsächlich Italien an, ist jedoch mit einer Art in Holland vertreten. *Dendroiulus latzeli* ist eine der Charakterformen von Norditalien, anderweitig aber nicht bekannt geworden.

Ausgesprochener Westalpenbürger ist *Leptoiulus tendanus*, indem alle seine näheren Verwandten auf die Westalpen beschränkt sind. Ein Rivierabürger ist *Leptoiulus laurorum*, der aber mit zwei dunklen Rassen die Seealpen bevölkert.

Zu den geographischen Merkwürdigkeiten gehören unstreitig die beiden Rassen des *Leptoiulus simplex* sowohl hinsichtlich ihres Vorkommens an sich, als auch mit Rücksicht auf ihre hohen Beinpaarzahlen, die in Gegensatz stehen namentlich zu den Hochgebirgsrassen Südtirols. Da das Hauptgebiet der *simplex*-Formen die Zentral- und Ostalpen betrifft, so weisen die hier erwiesenen Rassen nach Norden und Osten.

Leptoiulus trilineatus ist Charaktertier der Ost-Mediterranea, *brölemanni* nur aus den zentralen Südalpen bekannt. Letzteres gilt auch für *Ophiiulus rubrodorsalis* und teilweise *germanicus*, der jedoch weiter gegen Mittelitalien vordringt.

Die Gattung *Heteroiulus* ist bisher nur aus Norditalien bekannt. *Pachyiulus oenologus* geht über die Küstengebiete des Tyrrhenischen Meeres kaum hinaus, wurde daher auch in Piemont überall vermißt.

Leptophyllum dentigerum ist Endemit im Gebiet der drei westlichen oberitalienischen Seen, sonst aber weist er mit Rücksicht auf die ganze Gattung nach Osten.

Hirudisoma trivittatum, wahrscheinlich auch ein Endemit von kleinem Areal, zeigt bezüglich der Gattung gleichfalls nach Osten, da von den beiden anderen Arten die eine in Italien, die andere in Krain und Kroatien lebt.

Der nächste bekannte Verwandte von *Fioria tuberculata* befindet sich im Südosten auf der Insel Korfu.

Callipus ist Italiengattung und *longobardius* vor allem Rivierabewohner. Die Gattung *Onychoglomeris* ist auf die südlichen Teile der Zentral- und Westalpen beschränkt.

Die Gruppe der *Glomeris conspersa* besitzt mit *genuensis*, *primordialis* und *tendana* so hervorragende Westalpenendemiten, daß wir trotz des weiten Ausgreifens der echten *conspersa* die Westalpen als das Urheimatgebiet dieser Gruppe betrachten müssen. *Glomeris guttata* ist von Osten her nach Piemont gelangt, da sein übriges Areal sich über Italien, Zentral- und Ostalpen und Teile Ostdeutschlands erstreckt.

Glomeris saussurei und *ligurica* sind Endemiten der Riviera und von ihr aus ist erstere in die Seealpen eingedrungen.

Überblicken wir alle diese systematischen und geographischen Zusammenhänge und fassen wir in der Tabelle (S. 231) zunächst die 24 Formen des *Langenseegebietes* (a) ins Auge, dann ergibt sich, daß

6 Formen als Endemiten der drei westlichen oberitalienischen Seen zu betrachten sind,
3 Formen als süd-zentralalpenländisch,
1 Form als südwest-zentralalpenländisch,
1 „ „ west-zentralalpenländisch,
1 „ „ nordwestitalienisch,
1 „ „ westlich-mitteleuropäisch,
1 „ „ zentralalpenländisch,
1 „ „ ost-mediterran,
3 Formen als norditalienisch,
3 „ „ weit verbreitet,
2 „ „ zweifelhaft und
1 Form als italienisch, zentral- und ostalpenländisch.

Vom Endemismus abgesehen herrscht also an den oberitalienischen Seen unter besonderer Berücksichtigung des Langensees der zentralalpenländische und der italienische Einfluß vor, wie das auch naturgemäß erwartet werden konnte.

Ein *Rivieraeinfluß* kommt dagegen *nicht* zum Ausdruck.

Für das Gebiet von *Biella* und *Turin* (B) stellte ich ebenfalls 24 Formen fest, von welchen 7 als *Endemiten* zu betrachten sind, darunter jedoch einer mit dem Gebiet A, einer mit C und einer mit D gemeinsam.

3 Formen sind norditalienisch,
2 „ „ westeuropäisch,
1 Form ist nordwestitalienisch,
1 „ „ südwestlich-norditalienisch (Riviera),
1 „ „ westlich-mitteleuropäisch,
1 „ „ südwestlich-zentralalpenländisch,
1 „ „ italienisch, zentral- und ostalpenländisch,
2 Formen sind westlich-mediterran,
1 Form ist ost-mediterran und
3 Formen sind weit verbreitet.

Im Gegensatz zum vorigen Gebiet bekunden drei Formen einen Einfluß der *Riviera*, direkt oder indirekt, nämlich *Brachydesmus superus*, *portofinensis*, *Lophoproctus lucidus* und *Polydesmus taurinorum*.

Im quartär-tertiären Gebiete *C* sind unter den 21 nachgewiesenen Formen nur drei als *Endemiten* zu betrachten, davon einer gemeinsam mit *B*.

4 Formen sind westlich-mediterran,
1 Form ist ost-mediterran,
3 Formen sind südwestlich-norditalienisch (Riviera),
3 „ „ westeuropäisch,
2 „ „ norditalienisch,
1 Form ist nordwestitalienisch,
1 „ „ italienisch, zentral- und ostalpenländisch,
1 „ „ osteuropäisch,
2 Formen sind weit verbreitet.

Die Formen, welche einen Einfluß der *Riviera* anzeigen, sind hier auf sieben gestiegen.

Im Gebiete *D* der See- und Ligurischen Alpen habe ich 19 Endemiten unter im ganzen 37 Formen festgestellt und drei davon sind mit Nachbargebieten gemeinsam.

3 Formen gelten als südwestlich-norditalienisch (Riviera),
2 „ „ westeuropäisch,
3 „ „ weit verbreitet,
1 Form gilt als ost-mediterran,
2 Formen sind norditalienisch,
2 „ „ zweifelhaft,
4 „ „ west-mediterran und
1 Form ist italienisch, zentral- und ostalpenländisch.

Die nach der *Riviera* weisenden Formen haben sich auf 13 erhöht.

Ein zusammenfassender Überblick über die Gebiete A, B, C und D zeigt uns die *nach Süden schnell zunehmende Zahl* von Formen, welche direkt oder indirekt als mediterran zu bezeichnen sind, und zwar vor allem mit Rücksicht auf die *Riviera*. Auch die als *west-mediterran* im weiteren Sinne zu bezeichnenden Formen (keine bei A, 2 bei B und je 4 bei C und D) nehmen also nach Süden entschieden, wenn auch weniger beträchtlich, zu. *Die westlichen Formen herrschen im allgemeinen ganz bedeutend vor*, kehrt doch in allen vier Gebieten dieselbe einzige ostmediterrane Form wieder, die zudem noch als eine italienische Lokalrasse auftritt (*Leptoiulus trilineatus, luganensis*). Eine osteuropäische Art wurde aber überhaupt nur einmal, und zwar in C, festgestellt. Entschieden nach *Norden*, und zwar über das Alpenreich hinaus, weisen uns außer den beiden Rassen des *Leptoiulus simplex* nur *Craspedosoma ruborum* und *villanovae*.

Stellen wir uns die Westalpen, die südlichen Zentralalpen, sowie Nord- und Mittelitalien als ein *einheitliches Gebiet* vor, dann gibt es unter den 71 Formen der Tabelle (S. 231) nur 14, welche über dieses Gebiet in irgendwelcher Weise hinausgreifen. Von diesen 14 müssen wir zwei *superus*-Rassen ausscheiden, weil ihre Verbreitung noch nicht genügend geklärt ist. Von den übrigen zwölf Formen aber sind, wenn wir von dem weit verbreiteten *Polyxenus lagurus* absehen, auch von dem verwickelten Areal der *Glomeris guttata*, neun entschieden westeuropäisch und nur eine osteuropäisch.

i) Über die Hypothese der asiatischen Herkunft und die Eiszeitrelikten.

In seinem hübschen „Beitrag zur Kenntnis der Südschweiz, die Tierwelt des Kantons Tessin", Basel: Frobenius-Verlag, 1928, welchen ich schon in einer früheren Arbeit berührt habe, schreibt F. Zschokke S. 14 wie folgt: „Ein Strahl südlicher Sonne durchleuchtet den Tessin und ein Strom südlichen Lebens durchflutet ihn. Der Tessiner Fauna verleiht der packende Gegensatz zwischen Nord und Süd charaktervolles Gepräge; sie steht zugleich unter dem Einfluß des blinkenden Gletschers und des milden Seeufers, an dem die Traube reift und der Ölbaum gedeiht. Aus beiden aber, aus nordischem Überrest und aus Zufluß von einer warmen Küste, formte sich harmonisch und reich an Erinnerung an vergangene Tage der Erdgeschichte die heutige Tierwelt der Südschweiz. Beide Elemente, Eiszeittiere und Südländer, sprengen sich wie Fremdlinge ein in die Grundlage der allgemein verbreiteten Wald- und Feldfauna, die, nachdem die Gletscher längst abgeschmolzen waren, mit der Ausbreitung der großen Wälder von Asien her ganz Zentraleuropa eroberte.

Die Hauptstraße für den Einmarsch südlicher Tiere in den Tessin führt von Südosten her, vom adriatischen Gebiet längs des Alpenfußes nach Westen. Sie gibt in die nach Süden offenen Bergtäler reich belebte

Seitenpfade ab und vermeidet es, die Poebene zu queren, denn das weite eintönig bestellte Flachland bildet für die Wanderung mancher Tiere eine unüberwindliche Schranke.

Der Wanderweg aus dem Osten besitzt für die Wiederbevölkerung der Alpen seit der Gletscherzeit noch höhere Bedeutung, denn auf ihm erreichten in geduldigem Vordringen manche Geschöpfe der Sarmatischen Ebenen, der Steppen und der Gebirge Innerasiens das ferne Bergland im Herzen Europas. Auch dieser in östlicher Ferne entspringende Tierstrom trägt seine letzten Wellen wahrnehmbar genug bis in die Tessiner Täler. Vielleicht gingen schon in weit entlegenen Erdepochen, lange bevor die großen Gletscher zu Tal stiegen, Tierscharen denselben Weg aus Asien nach unserem Erdteil und ließen in die damals noch jugendlichen Alpen eine erste Bevölkerungswelle fluten.

Nirgends berühren, mischen und durchdringen sich die Tiergesellschaften des Hochgebirges und der Mittelmeerküste enger und nirgends verwischen sich ihre Verbreitungsgrenzen vollständiger als in der transalpinen Schweiz. Die Bergbewohner steigen weit hinab vom Kamm und Gipfel an den Fuß der Ketten und drängen hinaus in die fruchtbare Ebene Oberitaliens. Die Sendlinge vom Mittelmeer fluten von Süden her wie ein stets erneuter Strom in die Tessiner Talspalten und versuchen es, die warmen, sonnigen Hänge und Halden zu besiedeln."

Zschokke unterscheidet also für die Südschweiz (und dasselbe muß natürlich für die Südalpen überhaupt gelten) 1. „Eiszeittiere", 2. „Südländer" und 3. „die allgemein verbreitete Wald- und Feldfauna, die mit der Ausbreitung der großen Wälder von Asien her ganz Zentraleuropa eroberte".

Es ist nicht meine Absicht, zu untersuchen, ob und wie weit für andere Tiergruppen die hier von Zschokke vertretene Ansicht Berechtigung hat, ich stelle aber die Frage, ob dieselbe auf die *Diplopoden* Anwendung finden kann.

Da zeigt sich nämlich sofort mit der größten Entschiedenheit, daß es bei den *Diplopoden* eine „allgemein verbreitete Wald- und Feldfauna" *gar nicht gibt*, eine Erklärung, für welche die Belege in Dutzenden meiner früheren Arbeiten zu finden sind. Aber auch die Tabelle (S. 231) läßt von einer solchen allgemein verbreiteten Wald- und Feldfauna nichts erkennen, haben wir doch vielmehr gesehen, daß in den fünf obigen Untergebieten unter den 71 Formen *nur drei* als in allen vertreten nachgewiesen sind oder betrachtet werden können, von denen noch dazu eine ganz auf Norditalien beschränkt ist.

Ebenso schlecht steht es aber hinsichtlich der *Diplopoden* mit der Ableitung der Fauna Zentraleuropas von Asien, was mit der Zunahme unserer Kenntnisse der osteuropäischen und asiatischen Fauna immer deutlicher wird. Umfassende Belege kann ich hier nicht vorbringen, aber

ich will die Verhältnisse wenigstens an einigen Beispielen verdeutlichen, indem ich dabei von der oben besprochenen nordwestitalienischen Fauna ausgehe. Wenn diese „von Asien her" stammen soll, dann muß sie doch vor allem in Asien selbst und den *dazwischen liegenden Ländern* ebenfalls vertreten sein. Fassen wir aber als ein nahe liegendes Vergleichsobjekt die schon oben quantitativ in Vergleich gezogene nordostalpenländische, in meinem 112. Aufsatz behandelte Fauna ins Auge, dann ergibt sich die Tatsache, daß unter $56 + 71 = 127$ *Diplopoden*-Formen nur zwei gemeinsam sind, nämlich *Schizophyllum sabulosum* und *Polyxenus lagurus*, zwei in Europa weit verbreitete Arten, von welchen aber die erstere einer ganz überwiegend *westlichen* Gattung angehört, die wir aus Asien überhaupt nicht kennen. *Polyxenus* aber, als eine durch Wind verbreitbare Ausnahmeerscheinung unter den *Diplopoden*, kann geographisch nicht ins Gewicht fallen.

In der Tabelle (S. 231) für Nordwestitalien sind 29 Gattungen vertreten und im 112. Aufsatz wies ich für die Nordostalpen 28 Gattungen nach. Von diesen sind aber nur 10 gemeinsam, so daß also eine Differenz von $19 + 18 = 37$ Gattungen bleibt, ein Umstand, welcher sicherlich für einen sehr hohen *autochthonen* Charakter beider Gebiete spricht, aber nicht für eine Zwischenstation auf einer hypothetischen Wanderung von Asien nach Zentraleuropa.

Einen noch ausgedehnteren Vergleich erhalten wir durch die Heranziehung der *Diplopoden*-Fauna von *Jugoslawien*, ein Land, welches bei einer Tierwanderung von Asien nach Oberitalien doch ganz besonders beeinflußt werden müßte. Kürzlich hat Attems in den Zool. Jb. **56** (1929) S. 289 ein Verzeichnis der *Diplopoden* von Jugoslawien gegeben, welches zwar nicht vollständig ist, aber für den vorliegenden Zweck vollkommen genügt. Obwohl aus Jugoslawien *229 Diplopoden*-Formen aufgeführt worden sind, befinden sich unter denselben doch nur fünf mit Nordwestitalien übereinstimmende, nämlich *Brachydesmus superus*, bei dem jedoch die Rasse nicht festgestellt wurde, *Schizophyllum sabulosum* und *Polyxenus lagurus*, eben schon erwähnt, *Cylindroiulus ignoratus* und *Microbrachiulus lusitanus*. Letzterer weist nicht auf den Osten, sondern vielmehr auf den Westen, ist aber mediterran weit verbreitet. Somit liefert auch dieser besonders wichtige Vergleich *nicht die geringste Unterlage für die obige Hypothese der Herkunft von Asien.*

Was nun die fernere Ansicht betrifft, wonach sich die „südlichen Tiere" nach dem Tessin „von Südosten her, vom adriatischen Gebiet längs des Alpenfußes nach Westen" ausgebreitet haben sollen, so gibt darauf eine Antwort 1. der eben besprochene Vergleich mit der Fauna Jugoslawiens, 2. der bedeutende Gegensatz, welcher besteht zwischen der *Diplopoden*-Fauna der Südalpen westlich und östlich der *Etsch*, also der südlichen Zentral- und Ostalpen. Auf diesen Gegensatz hoffe ich in einer

späteren Arbeit näher eingehen zu können, möchte aber schon jetzt feststellen, daß er ebenfalls der Hypothese einer Ableitung der südalpenländischen *Diplopoden* aus Asien und insbesondere auch der Fauna der westlichen oberitalienischen Seengebiete von der Adria her durchaus widerspricht, 3. haben wir oben bei den Untersuchungen über die *Diplopoden* Nordwestitaliens gesehen, daß dieselben von Osten her nur in ganz untergeordneter Weise beeinflußt worden sind und daß vielmehr einerseits der *autochthone* und andererseits der westalpenländische, westeuropäische und südliche Einfluß ganz überragend sind.

Da nach Zschokke auch Tiere „der Sarmatischen Ebene, der Steppen und Gebirge Innerasiens" die Südalpenfauna bereichert haben sollen, so möchte ich hinsichtlich der *Diplopoden* auf einen in Polskiej Akademji Umiej **63** (1927) von H. Jawlowski erschienenen Aufsatz hinweisen, in welchem aus *Polen*, benachbartem Karpathengebiet und Ostdeutschland 53 *Diplopoden*-Formen nachgewiesen werden. Unter diesen sind aber wieder nur vier in Nordwestitalien vertreten, nämlich außer den beiden weit verbreiteten und schon besprochenen *Schizophyllum sabulosum* und *Polyxenus lagurus* noch *Brachydesmus superus* und *Cylindroiulus teutonicus*, beide nicht nach Osten, sondern nach Westen weisend. Und wenn wir noch *Glomeris guttata*, *fagivora* als eine nahe Beziehung anführen wollen, so weist auch diese hinsichtlich der Sudeten auf Südwesten. Gerade diejenigen Formen aber, welche als Endemiten von Ostdeutschland, Polen und Karpathenländern zu gelten haben und ihnen ihr besonderes Gepräge verleihen, sind nicht nur in Nordwestitalien, sondern auch im ganzen Alpenreich völlig unbekannt, so daß für die sarmatischen Ebenen ein Einfluß auf die südalpenländischen Gebiete ebenfalls *nicht* in Frage kommt.

Ich möchte nicht unterlassen, darauf hinzuweisen, daß weite Gebiete Asiens für Diplopoden teils ganz unbewohnbar, teils wenig günstig sind. Was aber südlichere Gebiete betrifft, so will ich nur *Turkestan* erwähnen, mit dessen anscheinend auch dürftiger Fauna ich mich zur Zeit beschäftige. Es geht aus ihr und dem, was wir sonst noch aus Innerasien erfahren haben, hervor, daß dort eine *eigenartige* Fauna herrscht, deren Formen uns in Europa größtenteils unbekannt sind.

Zschokke sprach, wie oben angeführt, auch von „*Eiszeittieren*". Kommen solche unter den in meiner Tabelle aufgeführten 71 Formen aus Nordwestitalien vor?

In seiner bekannten Schrift „Die tierbiologische Bedeutung der Eiszeit" (Abderhaldens Fortschritte der naturwiss. Forschungen **4**, Halle 1912), mit welcher Zschokke allen Interessenten der Eiszeit eine sehr dankenswerte Anregung gegeben hat, sagt er auf S. 112: „Den Trümmern der einst auf dem nichtvergletscherten Gebiet sich bunt zusammenengenden Lebewelt lege ich den Titel von *Glazialrelikten* bei, unbeküm-

mert darum, ob die fraglichen Lebewesen ursprünglich im Norden, im Hochgebirge oder in der Ebene Zentraleuropas zu Hause waren und ob sie heute ihr Leben nur in tieftemperierten, arktischen Medien weiterfristen, oder ob sie sekundär höhere Wärmegrade von Festland und Wasser ertragen.

Glazialrelikte sind diejenigen Tiere, für welche geographische, biologische und oft auch morphologische Erwägungen es wahrscheinlich machen, daß ihre Vorfahren der eiszeitlichen Mischfauna angehörten. Sie sind Überreste dieser Fauna und stehen in Gegensatz zu den Organismen, die postglazial unter der Herrschaft eines milder werdenden Klimas von verschiedenen Seiten her Zentraleuropa überfluteten und auch das früher von Eis bedeckte Gebiet besiedelten."

Unter den Formen meines oben stehenden Verzeichnisses befinden sich, wie oben schon besprochen ist, mehrere, welche nach *Norden* weisen und unter ihnen auch drei, welche als „Eiszeittiere" betrachtet werden können, nämlich einmal die beiden Rassen des *Leptoiulus simplex* und dann *Craspedosoma simile, villanovae*. Mit der merkwürdigen Verbreitung dieser beiden *Diplopoden*-Arten habe ich mich schon wiederholt beschäftigt und sie ist in der Tat so verwickelt, daß jede derselben ein Problem für sich darstellt, zumal sich beide Arten, trotz ihrer unverkennbaren Beziehungen zu den Eiszeiten, doch wieder sehr verschieden verhalten.

Gehen wir von der Anschauung aus, daß in den Alpenländern präglazial die Fauna einheitlicher und geschlossener als heute zusammengedrängt war und daß dann durch die *Eiszeiten* diese Fauna mehr oder weniger aus den Alpenländern herausgedrängt wurde, dann mußten gerade solche Arten, welche präglazial sich in den Alpenländern in den nördlichen und südlichen Teilen derselben ausgebreitet hatten, durch die Eiszeiten *nach Norden und Süden* abgedrängt werden und damit den einheitlichen geographischen Zusammenhang verlieren. Zu solchen diskontinuierlichen Arten gehören aber die beiden *Diplopoden Leptoiulus simplex* und *Craspedosoma simile*, welche auch insofern beide durch die historischen Verschiebungen beeinflußt sind, als sie in eine Reihe von Rassen und Varietäten zerfallen sind.

Leptoiulus simplex ist auch in den Eiszeiten niemals vollständig aus den Alpenländern vertrieben worden, das beweisen jene Rassen, welche, wie *langkofelanus, turrium, dolomiticus* und *engadinus*, ausschließlich die alpine Zone oberhalb der Baumgrenzen bewohnen, das beweist aber auch die eurythermste Rasse der Art, nämlich *simplex, glacialis*, durch sein stellenweise sehr häufiges Auftreten in der hochalpinen Region.

Trotzdem ist *simplex* in einem großen Teil auch der Zentral- und Ostalpen, die sein Hauptareal vorstellen, durch die Eiszeiten vertrieben worden, z. B. aus den Tauern, die jetzt von anderen *Leptoiulus*-Arten besiedelt sind.

Wenn wir sehen, daß *simplex* nebst Rassen im Westen die Schweiz, im Osten Steiermark, Kärnten, Krain und Kroatien, im Süden das Langensee- und Biellagebiet, im Norden das südwestliche Deutschland sogar bis zur Eifel und dazwischen wieder zahlreiche Hochgebiete bewohnt, dann ist es wahrscheinlich, daß er präglazial alle zwischenliegenden Alpenländer bewohnt hat. Da alle an den Rändern oder außerhalb der Alpenländer befindlichen Vorkommnisse des *simplex* ökologisch auf Wärmeflucht und Feuchtigkeitsbedürfnis hinweisen, die Fundplätze des *simplex, sassanus* und *simplex, biellensis* dem aber ebenfalls entsprechen, so können wir auch diese südwestlichsten Vertreter des *simplex* als *Glazialrelikte* auffassen.

Wesentlich anders steht es mit *Craspedosoma simile*, denn diese Art ist in den Alpenländern niemals oberhalb 800 m beobachtet worden. Wenn ich sie, außer ihrem großen nord- und mitteleuropäischen Areal nördlich der Alpen, trotzdem in zwei südalpenländischen Gebieten nachgewiesen habe, nämlich einerseits im Etschtal Südtirols und jetzt in Südpiemont, dann folgt daraus, daß in einer früheren Erdperiode diese getrennten Gebiete vereinigt gewesen sein müssen und zugleich, um das zu ermöglichen, das *Klima* um so viel milder gewesen sein muß, daß diese kälteempfindlichen, zarten Tiere mindestens noch bei 1400 m Höhe zusagende Lebensverhältnisse vorfanden, um z. B. den Brenner überschreiten zu können.

Es dürfte kaum eine andere *Diplopoden*-Art geben, bei welcher die Verbreitungs- und Lebensverhältnisse so deutlich zu einem Schluß über frühere andere Klima- und Verbreitungsverhältnisse drängen als bei *Craspedosoma simile*, zumal ihre ökologischen Ansprüche sie, besonders in den Nordalpen, heute an einem tieferen Eindringen in die Alpenländer hindern. Daß das *Craspedosoma simile* auch schon innerhalb Süddeutschlands ein vom großen nordeuropäischen Hauptareal durch *alemannicum* abgeschnittenes „südwestdeutsches Unterareal" besitzt, habe ich eingehend besprochen in meinem 76. und 77. *Diplopoden*-Aufsatz, Zool. Jb. **39** (1916); „Beiträge zur Kenntnis der Gattungen *Macheiriophoron* und *Craspedosoma*".

Man kann übrigens auch *Craspedosoma ruborum* n. sp. als eine von *simile* abstammende, durch Isolierung veranlaßte Art betrachten. Der Unterschied würde nur der sein, daß *ruborum* sich schon in älterer, dagegen *villanovae* erst in jüngerer Zeit räumlich und dann auch gestaltlich von der Hauptform *simile* getrennt hat.

k) Haben die Edelkastanien eine Bedeutung für die Diplopodenfauna?

Eine gewisse Antwort auf diese Frage wird zwar schon durch meine speziellen Angaben über die Vorkommnisse der einzelnen Formen der

nordwestitalienischen *Diplopoden*-Fauna gegeben, aber sie verdient doch eine allgemeine Besprechung, da die Edelkastanien in Norditalien den wichtigsten Holz und Humus liefernden Baum vorstellen.

In seiner schon erwähnten Schrift über den Kanton Tessin (1928) schreibt F. Zschokke auf S. 42: „Eine Lokalität bleibt auffallend arm an Insekten, die lichten *Kastanienhaine*, deren weite Verbreitung das Stimmungsbild der Südtessiner Landschaft in so hohem Maße beeinflußt, gestatten dem Insektenleben keine ausgiebige Entfaltung. Sie bieten auch anderen tierischen Lebewesen keine freundliche Heimat. *Tierarmut* ist eigentümlicherweise das Merkmal der von Licht und Luft erfüllten Selven. Was für die Insekten gilt, behält seine Gültigkeit auch für die große Klasse der Spinnentiere und für die lichtscheuen Tausendfüßler."

Zschokke hat hiermit zweifellos insofern durchaus recht, als die Kastanien im Vergleich mit anderen hervorragenden Bäumen von Insekten bedeutend weniger befallen werden. So gibt J. Kaltenbach in seinem berühmten Werke „Die Pflanzenfeinde aus der Klasse der Insekten", Stuttgart 1874, für die *Edelkastanie* als Bewohner an Coleopteren und Lepidopteren nur 23 Arten an, dagegen für *Quercus* deren 391!

Trotzdem muß ich ihm, soweit es sich um Bodenkerfe handelt, entschieden widersprechen, d. h. nach meinen Erfahrungen sind das *Fallaub*, *die Früchte*, *die Holz-* und *Borkenabfälle* und der aus allen diesen Teilen sich bildende *Humus* für die *Bodenfauna* von so hervorragender Bedeutung, daß wenigstens in Italien kaum eine andere Pflanze eine ähnliche Beeinflussung der Bodenkerfe aufweisen kann.

Nicht umsonst habe ich auch eine Art und eine Untergattung nach der Kastanie benannt. Unter den 71 in meiner Tabelle aufgeführten *Diplopoden* sind aber nicht weniger als 33 (durch *c* kenntlich gemacht), welche von mir ausschließlich oder teilweise an oder unter Kastanienabfällen nachgewiesen worden sind, während eine Reihe anderer dort noch erwartet werden können, so daß rund die *Hälfte* der *Diplopoden*-Fauna von Edelkastanien mehr oder weniger abhängig ist.

Trotzdem ist meiner Ansicht nach diese Abhängigkeit für *keine* einzige *Diplopoden*-Form eine absolute im Sinne der Abhängigkeit vieler Insektenarten, sondern nur eine relative, d. h. unter den gegebenen Verhältnissen befriedigen die Kastanien am besten die Ansprüche vieler *Diplopoden* (und zahlreicher anderer Bodenkerfe) sowohl hinsichtlich der Nahrung als auch betreffs der Deckung, aber wenn statt der Kastanien andere Bäume, etwa *Quercus*, *Fagus*, *Carpinus*, *Fraxinus*, *Corylus* u. a. gegeben wären, würden sie dasselbe leisten, vorausgesetzt, daß sie an Laub, Humus u. a. ebensoviel Nahrung und Deckung liefern würden. Direkt erwiesen habe ich einen solchen Ersatz namentlich bei *Cylindroiulus castanearum* und *turinensis*, welche ich auch aus der *Corylus*-Zone

erweisen konnte, während umgekehrt der vorwiegend in der *Corylus*-Zone heimatende *Ormeoiulus infossus* auch ausnahmsweise die Kastanienzone bewohnt. Gewisse Eigentümlichkeiten der Kastanien, namentlich ihr zerstreutes Auftreten und dadurch stärkere Belichtung und Erwärmung des Bodens, sowie lokale Anhäufungen von Fruchtabfällen und Laub spielen natürlich für das Auftreten mancher Formen eine nicht geringe Rolle, aber was dem lichteren Stand an Deckung abgeht, wird teilweise durch die Massen der Abfälle ersetzt, teilweise, und zwar sehr häufig, durch die peträische Umgebung. Eine ganz besondere Vorliebe für die Kastanienbestände zeigen die *Cylindroiulinen*, sind doch von mir unter 12 Formen derselben 8 in den Kastanienhainen nachgewiesen worden. Umgekehrt sind dieselben nicht beliebt bei den *Leptoiulinen*, von welchen ich unter 10 Formen nur 2 dort angetroffen habe und auch diese nur vereinzelt. Für diese Gruppe sind die Kastanienbestände im ganzen zu licht und warm. Auch die verhältnismäßig spärliche Vertretung der *Ascospermophoren* in Nordwestitalien ist teilweise auf diese Umstände zurückzuführen.

Es ist wohl kein Zweifel möglich, daß die Edelkastanien in den Mittelmeerländern ihre Urheimat besitzen. Ob das aber auch für Oberitalien gilt, will ich dahingestellt sein lassen. Jedenfalls machen die Kastanienhaine überall den Eindruck einer unter menschlichem Einfluß stehenden Baumgattung, von der wir uns, zumal sie nach oben nicht über 1000 m hinausgeht und auch in den Küstengebieten in der Regel durch andere Pflanzen ersetzt wird, namentlich Oliven und Kiefern, leicht vorstellen können, daß sie in der Urzeit durch andere Bäume ersetzt worden sei.

l) Gibt es Beziehungen zwischen der Fauna der Diplopoden Deutschlands und Nordwestitaliens?

In meinem 85. bis 88. *Diplopoden*-Aufsatz „Zur Kenntnis der Zoogeographie Deutschlands, zugleich über *Diplopoden* namentlich Mitteldeutschlands und Beiträge für die biologische Beurteilung der Eiszeiten", Nova Acta d. Akad. d. Naturforsch. Halle 1917, **103**, Nr 1, habe ich im XIII. Kapitel des 86. Aufsatzes, S. 85 besprochen „den Einfluß der Kältezeiten auf die *Diplopoden* und die Bedeutung dieser für die Beurteilung jener".

Es heißt dort auf S. 91: „Das grundsätzlich Neue, was uns nunmehr durch die *Endemischen* der *Germania montana* zum Bewußtsein gebracht wird, liegt darin, daß wir es mit einer *Diplopoden*-Fauna zu tun haben, welche durch natürliche Schranken *gehindert* wurde, in wärmere Gebiete auszuwandern. Sie konnten sich zwar mit den von Norden her Verdrängten zu einer Mischung vereinigen und auch von den südlich gelegenen Hochgebirgen kamen spärliche Versprengte hinzu, aber alle der Germania montana ursprünglich angehörigen Endemischen sind beim Schwinden

der Eiszeiten weder nach Norden noch nach Süden abgerückt, bezeugen uns also das Dasein einer *selbständigen mitteldeutschen Fauna*, deren Eigenart durch die Eiszeiten nicht hat verwischt werden können."

Als *Endemische* der *Germania montana* habe ich 36 Formen (19 Arten + 17 Rassen) nachgewiesen.

„Die sämtlichen endemischen *Diplopoden* Mitteldeutschlands sind *glazialresistent*, nicht aber „*Glazialrelikte*", denn sie sind weder nach Norden oder Süden abgewandert, noch tragen ihre Vorkommnisse den Charakter von inselartig zerstreuten, abgesehen von den bisher überhaupt nur vereinzelt beobachteten."

Um nun zu prüfen, wie sich die *Diplopoden* Nordwestitaliens zu meinen früheren Erörterungen über die Fauna Deutschlands verhalten, gebe ich hier zunächst ein Verzeichnis aller bis heute bekannt gewordenen *Diplopoden* der *Germania zoogeographica*, in der am angeführten Ort von mir besprochenen Umgrenzung.

Verzeichnis der Diplopoden Deutschlands.

Brachydesmus superus Latzel,
Polydesmus testaceus Koch,
„ *helveticus* Verhoeff,
„ „ *geyeri* Verhoeff,
„ *germanicus* Verhoeff,
„ *verhoeffii* Lohmander (= *complanatus* Verh. *non* Por.),
„ *complanatus* Porat (*genuinus*) (= *balticus* Verh.),
„ „ *illyricus* Verh.,
„ „ *constrictus* Latzel,
„ *denticulatus* Koch,
„ *monticolus vallicolus* Verh.,
„ *edentulus, bidentatus* Verh.,
„ *coriaceus* Porat,
Strongylosoma italicum Latzel,
„ *pallipes* Latzel,
Scytalosoma albonanum Latzel,
Macrosternodesmus palicolus Bröl. (= *Titanosoma jurassicum* Verh.),
Orthomorpha gracilis Koch,
Prionosoma canestrinii Latzel,
Pyrgocyphosoma titianum Verhoeff,
Craspedosoma simile Verh. (*genuinum*),
„ „ *rhenanum* Verh.,
„ „ *oblongosinuatum* Verh.,
„ *productum* Verh.,
„ *wehranum* Verh.,
„ *suevicum* Verh. (*genuinum*),
„ „ *jurassicum* Verh.,
„ „ *mixtum* Verh.,
„ *vomrathi* Verh.,
„ „ *zollerianum* Verh.,
„ *alemannicum* Verh.,
„ „ *alsaticum* Verh.,

Craspedosoma alemannicum brevidentatum Verh.,
„ „ *hohbarrense* Verh.,
„ „ *denticulatum* Bigler,
„ „ *bavaricum* Verh.,
„ „ *brevilobatum* Verh.,
„ „ *doggeranum* Verh.,
„ „ *salisburgense* Verh.,
„ „ *danubianum* Verh.,
„ *transsilvanicum* Verh. (*genuinum*),
„ „ *traunianum* Verh.,
„ „ *austriacum* Verh.,
„ „ *madidum* Verh.,
„ *taurinorum, serratum* Rothenbühler,
„ *germanicum* (*genuinum*) Verh.,
„ „ *saxonicum* Verh.,
Ceratosoma karoli Rothenbühler,
„ *elaphron, nubium* Verh.,
„ *regale* Verh. (*genuinum*),
„ „ *ischliense* Verh.,
Orotrechosoma alticolum Verh.,
Helvetiosoma alemannicum Verh. (*genuinum*),
„ „ *cornuigerum* Bigler,
„ *jurassicum* Verh.,
„ „ *brevibrachium* Bigler,
Dactylophorosoma nivisatelles Verh.,
Oxydactylon tirolense Verh. (*genuinum*),
„ „ *bodamicum* Verh.,
Atractosoma meridionale Latzel,
Listrocheiritium noricum Verhoeff,
„ *cervinum* Verhoeff,
„ *nubium* Verhoeff,
„ *styricum* Verhoeff,
„ *susurrinum* Attems,
Macheiriophoron alemannicum Verh. (*genuinum*),
„ „ *rotundatum* Verh.,
„ *cervinum* Verh.,
„ *wehranum* Verh.,
„ „ *calcivagum* Verh.,
„ *serratum* Bigler,
„ *verhoeffii* Bigler,
„ „ *excavatum* Verh.,
Scotherpes (?) *mamillatum* Haase,
Dendromonomeron lignivagum Verhoeff,
„ „ *madidum* Verhoeff,
„ „ *bigleri* Verhoeff,
„ „ *admontanum* Verhoeff,
Syngonopodium aceris Verh.,
„ „ *pallidum* Verh.,
„ *cornutum* Verh.,
Trimerophorella nivicomes, muscorum Verh.,
Trimerophoron germanicum, roseni Verh.,
Mastigophorophyllon saxonicum Verh.,

Heteroporatia bosniense Verh.,
„ *mutabile* Latz.
„ *vihorlaticum, albiae* Verh.,
Haploporatia eremita Verh.,
Brachychaeteuma bluncki Verh.,
„ *verhoeffi* Schubart,
Orobainosoma flavescens Latz.,
„ *noricum* Verh.,
„ *germanicum* Verh.,
„ *pinivagum* Verh.,
Hylebainosoma tatranum Verh.,
Xylophageuma vomrathi Verh.,
„ *zschokkei* Bigler,
Chordeuma silvestre Latz.,
Orthochordeuma germanicum Verh.,
Orthochordeumella pallidum Rothenb.,
„ *fulvum* Rothenb. (*genuinum*),
„ „ *alemannicum* Verh.,
„ „ *simplex* Bigler,
Microchordeuma gallicum Latz.,
„ *voigti* Verh. (*genuinum*),
„ „ *calcivagum* Verh.,
„ „ *postglaciale* Verh.,
Halleinosoma noricum Verh.
„ „ *clavigerum* Verh.,
Isobates varicornis Menge.
Blaniulus guttulatus Latz.,
Nopoiulus pulchellus Leach (*genuinus*),
„ „ *danubianus* Verh.,
Choneiiulus palmatus Nemec,
Proteroiulus fuscus Am Stein,
Boreoiulus tenuis Bigler,
Iulus scanicus Lohmander,
„ *terrestris* Por.,
„ *scandinavius* Latz.,
„ *eurypus* Attems,
Ophiiulus fallax Mein (*genuinus*),
„ „ *major* Bigl. u. Verh.,
„ *nigrofuscus* Verh.,
Leptoiulus simplex, glacialis Verh.,
„ *marcomannius* Verh. (*genuinus*),
„ „ *traunianus* Verh.,
„ *alemannicus* Verh. (*genuinus*),
„ *noricus* Verh.,
„ „ *saalachiensis* Verh.,
„ *abietum* Verh.,
„ *belgicus* Latz.,
„ *bertkaui* Verh.,
„ *trilobatus* Verh.,
„ *proximus* Nemec,
„ *saltuvagus* Verh.,
„ *weberi* Verh.

Hypsoiulus alpivagus Verh.,
„ „ *suevicus* Verh.,
Microiulus laeticollis Porat,
„ *minutus* Porat,
Microbrachyiulus litoralis Verh.,
Brachyiulus unilineatus Koch,
„ *sjaelandicus* Meinert,
„ *projectus, dioritanus* Verh.,
„ „ *kochi* Verh.,
Oncoiulus foetidus Koch,
Cylindroiulus teutonicus Poc. (= *londinensis* aut.),
„ *boleti* Koch,
„ *frisius* Verh.,
„ *britannicus* Verh.,
„ *truncorum* Silvestri,
„ *occultus* Koch,
„ *groedensis* Attems,
„ *silvarum* Meinert,
„ *luridus* Latz.,
„ *meinerti* Verhoeff,
„ *partenkirchianus* Verhoeff,
„ *zinalensis* Faes,
„ *nitidus* Verhoeff,
„ „ *levis* Verhoeff,
„ „ *rhenanus* Verhoeff,
„ *ellingseni* Verhoeff,
„ *apenninorum, batavus* Schubart,
Tachypodoiulus albipes Koch,
Schizophyllum sabulosum Latz.,
„ *rutilans* Koch,
Leptophyllum nanum Latzel,
„ „ *elongatum* Verh.,
Styrioiulus pelidnus Latz.,
Polyzonium germanicum Brandt,
Geoglomeris subterranea Verh.,
„ *jurassica* Verh.,
Gervaisia costata Waga,
„ *gibbula* Latz.,
„ *noduligera* Verh.,
Glomeridella germanica Verh.,
„ „ *norica* Verh.,
Glomeris helvetica Verh.,
„ *transalpina* Koch,
„ *pustulata* Latreille,
„ *ornata* Koch,
„ *conspersa* Koch (*genuina*),
„ *pielachiana* Verh.,
„ *undulata* Koch,
„ *connexa* Koch,
„ *guttata* Risso,
„ „ *fagivora* Verh.,

Glomeris intermedia Latz.,
„ „ *trisulcata* Rothenb.,
„ *marginata* Villers,
„ *hexasticha marcomannia* Verh.,
„ „ *bavarica* Verh.,
Haploglomeris multistriata Latz.,
Polyxenus lagurus ant.

Es sind somit aus *Germania zoogeographica* **193** *Diplopoden*-Formen nachgewiesen worden, oder **143** Arten wenn wir von 50 Rassen absehen. Unter diesen 193 Formen befinden sich aber nur **10**, nämlich

1. *Brachydesmus superus*,
2. *Polydesmus verhoeffi*,
3. *Craspedosoma taurinorum serratum*,
4. *Chordeuma silvestre*,
5. *Cylindroiulus teutonicus*,
6. *Cylindroiulus zinalensis*,
7. *Schizophyllum sabulosum*,
8. *Glomeris conspersa*,
9. *Glomeris guttata*,
10. *Polyxenus lagurus*,

welche auch in Nordwestitalien vorkommen, oder 12, wenn wir von den Rassen absehen und allein die Arten in Betracht ziehen, so daß dann noch die beiden Glazialrelikten *Leptoiulus simplex* und *Craspedosoma simile*, von welchen oben schon die Rede war, hinzukommen.

Von diesen gemeinsamen Formen sind Nr. 1, 7 und 10 so weit verbreitet, daß sie uns nicht viel bedeuten können, Nr. 2 und 4 sind so reichlich in Frankreich vertreten, daß über dieses Land die breite Verbindung von Westdeutschland und Norditalien für diese Arten erfolgen konnte. Daß Nr. 5 wahrscheinlich nach Italien verschleppt wurde, besprach ich schon oben.

Nr. 3 und 6 haben die Zentralalpen bis in die Jetztzeit *direkt* durchwandert, sind also von Deutschland nach Italien und umgekehrt durch kein Hindernis aufgehalten worden, weil sie überhaupt rein alpenländische *Diplopoden* vorstellen. Was schließlich aber die beiden *Glomeris*-Arten betrifft (Nr. 8 und 9), so sind sie zwar heute nicht so tief in die Alpenländer eingedrungen wie Nr. 3 und 6, weil sie höhere Wärmeansprüche stellen und dementsprechend auch weite Gebiete außerhalb der Alpenländer bewohnen, aber ihre eigentümliche Verbreitung weist darauf hin, daß sie die inneren Alpenländer in einer früheren wärmeren Periode durchwandert haben.

Wenn sich also unter **254** in Deutschland und Nordwestitalien nachgewiesenen *Diplopoden* nur 10 gemeinsame Formen befinden, dann ist das ein neuer Beleg für die Richtigkeit meiner Anschauungen über die eiszeitliche Beeinflussung der Fauna von Germania zoogeographica und namentlich auch für die *Glazialresistenten*.

In Nordwestitalien, aber, wie ich schon jetzt mit aller Bestimmtheit erklären kann, in *Oberitalien* überhaupt sind innerhalb der *Diplopoden*-Fauna *keine* Zeugnisse dafür gegeben, daß die Fauna Deutschlands in den

Eiszeiten in ihrer überwiegenden Mehrheit nach Süden hin durch die Alpen abgewandert wäre! Die wenigen Arten, welche beiden Ländern gemeinsam sind, lassen sich aber hinsichtlich dieser Gemeinsamkeit, wie eben besprochen wurde, auf andere Weise erklären.

Wie grundverschieden die *Diplopoden*-Faunen nördlich und südlich der Alpen sind, erkennt man am deutlichsten aus einem Vergleich der *Gattungen* und Untergattungen, wobei ich übrigens ganz Norditalien in Betracht ziehe. Aus Deutschland kennen wir 62 Gattungen (und Untergattungen) und von ihnen sind 31, also gerade die Hälfte, in Oberitalien und die weitaus meisten überhaupt in ganz Italien unbekannt, eine Tatsache, welche für sich allein schon in stärkstem Widerspruch steht zu der Vorstellung, daß ein Hauptteil der deutschen Fauna durch die Eiszeiten nach Italien gedrängt und dann postglazial von dort wieder zurückgekehrt sein könnte!

Unter 40 Gattungen (und Untergattungen) aber, die aus Norditalien bekannt sind, kommen 14 in Deutschland nicht vor. Hierbei sind jedoch einige Gattungen Nordostitaliens, die weder in Deutschland noch in Nordwestitalien auftreten, nicht mitgezählt.

STUDIEN ÜBER DIE LEBENSERSCHEINUNGEN DER SILPHINI (COLEOPT.).

V. SILPHA TYROLENSIS LAICH.

Von

R. HEYMONS und H. v. LENGERKEN
unter Mitwirkung von M. BAYER.

Mit 4 Textabbildungen.

(Eingegangen am 1. November 1929.)

Stoffverteilung.

Seite

Einleitung 262
A. Material 263
B. Biologie der Imago 264
a) Nahrung 264
b) Allgemeine Lebensäußerungen 264
c) Freilandbeobachtungen 265
d) Wirtschaftliche Bedeutung 266
e) Darmtractus der Imago 266
f) Eiablage 267
g) Hilfsapparat bei der Eiablage 267
h) Absterben und Winterschlaf 268
C. Ei- und Embryonalentwicklung, embryonale Häutung und Schlüpfvorgang 268
D. Biologie der Larve 268
a) Allgemeine Lebensäußerungen 268
b) Entwicklung der Larve und Verpuppung 268
E. Der Jungkäfer 269
F. Morphologie der Larvenstadien 270

Einleitung.

Unseren bisherigen Veröffentlichungen über die *Silphini*[1] reihen wir im folgenden Untersuchungsergebnisse über die Hochgebirgsart *Silpha tyrolensis* LAICH. an.

S. tyrolensis LAICH. ist synonym mit *alpina* GERMAR. Neben Individuen mit einfarbig schwarzen Elytren kommen innerhalb ein und desselben engbegrenzten Wohngebietes Exemplare mit rötlich braunen Flügeldecken und manchmal auch hellerem Halsschild vor. Diese auf-

[1] Bisher erschien: I. *Silpha obscura* L. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **6**, H. 2, 287 (1926). — II. *Phosphuga atrata* L. Ebenda **9**, H. 1/2, 271 (1927). — III. *Xylodrepa quadripunctata* L. Ebenda **10**, H. 2/3, 330 (1928). — IV. *Blitophaga opaca* L. Ebenda **14**, H. 1, 234 (1929).

gehellten Individuen sind *tyrolensis* Laich. benannt worden. Es handelt sich hier nicht um unvollständig ausgefärbte Stücke, sondern um solche, die Zeit ihres ganzen Lebens nicht nachdunkeln. Wir haben also einen ähnlichen Fall von Rufinismus vor Augen wie bei *Phosphuga atrata* L., deren permanent rotbraune Form als f. *brunnea* Hrbst. bekannt ist. Aus Spanien ist eine „var." *ambigua* Graëlls beschrieben worden, die wahrscheinlich den Wert einer geographischen Rasse hat. Bei ihr sind die Rippen der Elytren kräftiger ausgebildet und die zahlreichen Grübchen, mit denen die ganze Oberfläche des Käfers bedeckt ist, treten auf den Flügeldecken schärfer hervor. Sie kommt in der Sierra Guadarrama vor, einem nordspanischen, den Pyrenäen südlich vorgelagerten Gebirgsmassiv, dessen einzelne Gipfel über 2000 m in die Höhe steigen. Die von Schaufuss beschriebene *S. fluctuosa* ist mit „var." *ambigua* Graëlls synonym. 1926 beschrieb Portevin eine „var." *eterna*, über deren systematischen Wert wir uns nicht äußern können, und für die Portevin folgende Diagnose aufgestellt hat: „Ponctuation des interstries normale, fine, les gros points peu nombreux." Die „Gebirgssylphe", wie wir sie nennen können, wird von manchen Autoren, wie z. B. von Portevin, als *S. nigrita* Creutz und nicht, wie sonst üblich, als *tyrolensis* Laich. bezeichnet, offenbar deswegen, weil der Name *tyrolensis* Laich. für Individuen mit braunen Elytren erteilt wurde und der Name *nigrita* sich auf die pechschwarze, zahlenmäßig häufigere Variante bezieht. Daß das Verfahren Portevins logisch und formal begründet ist, kann nicht bestritten werden. Dem „Sinne" nach aber, und vor allem, weil der Name *tyrolensis* Laich. eingebürgert ist (Reitter, Hatch), möchten wir die Artbenennung *tyrolensis* Laich. bevorzugen, zumal Laicharting die Spezies schon 1781, Creutzer aber die Form *nigrita* erst 1799 beschrieben hat.

Die Art ist in den Alpen Europas verbreitet (einschließlich Pyrenäen und Sierra Guadarrama in Spanien), kommt aber auch noch im höheren Mittelgebirge (Glatzer Gebirge, Altvater, Vogesen und Gebirge Englands) vor. In den Gebirgen Englands und Irlands (Fowler) ist die Art weit verbreitet (England: z. B. im Cadr Idris, Cumberland, Durham; Nordirland: Donegal, Antrim).

A. Material.

Käfer und Larven wurden Ende Juli bis Anfang August 1928 bei Obersdorf im Allgäu von uns gesammelt, und zwar hauptsächlich im Oytal am Nebelhorn. Die Versendung erfolgte in den bekannten aus Aluminium gestanzten Teeeiern, die lose mit frischem Gras gefüllt und mit einigen frischen Kleeblättern versehen wurden. Der mit 5—6 Larven oder ebensovielen Käfern beschickte Behälter wurde in eine passende kleine Pappschachtel verpackt. Ein verhältnismäßig hoher Prozentsatz

der Tiere kam, auf diese Weise versandt, wohlbehalten am Ziel an. Die in Berlin angelangten Tiere wurden im Laboratorium, in luftig verschlossenen Glasgefäßen, paarweise isoliert, auf einer etwa 2 cm tiefen Erdschicht gezüchtet.

B. Biologie der Imago.

a) Nahrung.

In der Nahrungswahl verhält sich *Silpha tyrolensis* Laich. ungefähr ebenso wie *Silpha obscura* L. *Sie darf wohl ohne Bedenken als omnivor bezeichnet werden, da sie sich sowohl von tierischen wie von pflanzlichen Stoffen ernährt.* In der Gefangenschaft nahmen die Käfer ohne Schwierigkeit Rind- und Schweinefleisch an. Daß ihnen Insektenaas ebenfalls ein willkommenes Futter ist, zeigte sich schon darin, daß sie auf dem Transport von den Bayerischen Alpen nach Berlin die eingegangenen Artgenossen ausgefressen hatten. Wir legten ihnen auch die verschiedensten Vegetabilien vor: Salat, Spinat, Radieschenblätter, Äpfel, Birnen, Bananen. Sie wurden sämtlich angenommen. Verschmäht wurden nur Pilze (Pfefferlinge).

Der Freßakt selbst verläuft wie bei den übrigen *Silphini*. Die Nahrung wird mit den Mandibeln durchgeknetet und dabei mit einer bräunlichen Flüssigkeit, dem Mitteldarmsaft, befeuchtet, der aus der Mundöffnung des Käfers austritt. Dieser löst extraintestinal die Nahrung teilweise auf, die dann in den Darmtractus befördert wird.

b) Allgemeine Lebensäußerungen.

Auch in ihren allgemeinen Lebensäußerungen gleicht *Silpha tyrolensis* Laich. der *Silpha obscura* L. Die Tiere zeichnen sich nicht durch körperliche oder psychische Besonderheiten aus. *Im Gegensatz zu Silpha obscura hat Silpha tyrolensis wohlausgebildete Alae.* Jedoch konnte bisher weder im Freien noch im Laboratorium jemals beobachtet werden, daß die Art von ihrem Flugvermögen Gebrauch gemacht hätte. *Silpha tyrolensis* ist ein ausgesprochenes Bodentier, das mit seinen wohlausgebildeten Extremitäten in schnellem Lauf dahineilt. Kopulationen wurden während der verhältnismäßig kurzen Zeit, die wir die Tiere im Laboratorium zu studieren Gelegenheit hatten, nicht beobachtet. Dagegen konnten wir im Freien Kopulationen im August noch zahlreich beobachten. Das ♂ hält das ♀ während der Copula an einem Fühler fest, verfährt also genau so, wie etwa *Blitophaga opaca* L., von der wir in der diesbezüglichen Arbeit die Kopulationsstellung bereits abgebildet haben.

Auf Beunruhigung hin scheiden die Käfer in derselben Weise wie ihre Verwandten einen bräunlichen Tropfen aus der Analöffnung aus und verfallen gelegentlich in Thanatose.

c) Freilandbeobachtungen.

Silpha tyrolensis Laich. ist ein ausgesprochenes Hochgebirgstier, und zwar ein typisches biocönotisches Element der Alpenmatten. Die Art kann in den Alpen geradezu als Höhenindikator dienen, da der vom Tale aufwärts Steigende stets erst in etwa 1000 m Höhe auf die Käfer stößt. Die Imagines und Larven, die Ende Juli[1] und den ganzen August hindurch nebeneinander auftreten, bewegen sich hastig laufend im niedrigen Graswuchs der Almen und sind im Gewirre der Pflanzen nur von einem geübten Auge zu finden. Desto leichter entdeckt man sie, wenn sie auf den schmalen, von Hirten und Wanderern getretenen Pfaden dahineilen. Nach Ganglbauer, Reitter und anderen Beobachtern halten sich die Käfer auch unter Steinen auf. Wir konnten sie in den Bayerischen Alpen Ende Juli und den ganzen August hindurch aber am Tage niemals unter Steinen finden.

Schon der erste Beobachter der Art, Laichartinger, gibt an, daß er die Art auf Viehalpen, „auf den feuchten Wiesen sehr gemein" in Tirol gefunden habe, und Heer, der zuerst die Larve beschrieb, beobachtete diese in den Glarner und Rätischen Alpen in 5000—7000 Fuß Höhe. Das von Everts gemeldete Vorkommen bei Leiden ist ein rein zufälliges. Die Tiere dürften, wie der Autor selber schon annimmt, mit Alpenpflanzen vorübergehend eingeschleppt worden sein. In ihren Wohngebieten kommen Larven und Käfer gegen Ende Juli und den ganzen August hindurch gleichzeitig vor, ein Zustand, der sich aus der lange andauernden Eierlegeperiode, wie wir sie auch von anderen Silphenarten kennen, erklärt. Im gebirgigen Teile Nordenglands (Durham) erscheinen die Käfer einzeln schon gegen Ende April (Walsh), um dann im Mai recht zahlreich zu werden.

Larven und Imagines konnten den ganzen Tag über von Sonnenaufgang bis zum Einbruch der Dämmerung in lebhafter Tätigkeit angetroffen werden. Sie sind demnach Tagtiere. Nachts saßen sie regungslos in ihren Behältern. Wir vermochten nicht zu entscheiden, ob sie auch im Freien nachts ruhen, eine Lücke in unserer Beobachtung, die jedoch, was die Larven anbelangt, durch Xambeus Angaben ausgefüllt wird, daß die Larven sich nachts unter Steinen und Moos verbergen. Wir sahen die Imagines unter natürlichen Bedingungen gelegentlich an zarten Gräsern und Blättern verschiedener Pflanzen fressen, eine Tätigkeit, die sie auch in der Gefangenschaft fortsetzten. Über den Anteil der animalischen Substanzen an ihrer Ernährung vermochten wir im Freien nichts festzustellen. Jedoch hat Walsh die Käfer in der ersten Hälfte des Mai in Durham (England) an toten Insekten, an getrockneten toten Würmern,

[1] Dienstliche Obliegenheiten verhinderten uns, unsere Beobachtungen auch auf frühere Monate auszudehnen.

toten Bienen (*Andrena*, *Halictus*), toten Ölkäfern (*Meloe proscarabaeus* L.) und toten Genossen der eigenen Art, aber nicht an größeren Kadavern (Hunde) gefunden. Xambeu bezeichnet Larven und Imagines als phytophag.

Wie unsere Beobachtungen im Laboratorium zeigen, findet die Eiablage in einer Erdhöhle statt, in der etwa 10 Eier gemeinsam untergebracht werden. Wir vermuten, daß die Eiablage im Hochgebirge im Mai beginnt. Am Mont Genève, in den Cottischen Alpen, auf der Grenze zwischen Frankreich und der Schweiz erscheinen die ersten Larven im Juni (Xambeu). Wenn die Larven sich häuten wollen, suchen sie Schutz unter Steinen. Wir fanden verschiedentlich abgestreifte Exuvien unter Steinen, sowohl in den Bayerischen Alpen als im schweizerischen Gebirgsmassiv der Bernina.

Während Heer die Puppe noch nicht kannte, fand Rosenhauer sie in den Bergen Tirols als erster im Juni unter Steinen, eine Beobachtung, die später von Xambeu, der die Puppen im Juli in den Cottischen Alpen sammelte, bestätigt wurde. Auch wir trafen in früheren Jahren die Puppen in den Bayerischen Alpen Ende August in einer kleinen Erdkammer unter Steinen an, unter denen der Jungkäfer seine Ausfärbung abwartet.

Die Überwinterung erfolgt, nach unseren Gefangenschaftsbeobachtungen zu urteilen, als Imago.

d) Wirtschaftliche Bedeutung.

Die Art ist wirtschaftlich ohne Bedeutung. Auf die Angabe Kirchners, der *Silpha nigrita* Creutz. als Rübenschädling aufführt, können wir keinen großen Wert legen, zumal der genannte Autor unter anderen auch *S. atrata* L. als Rübenschädiger anführt, eine Art, die ausschließlich animalische Kost (Schnecken) frißt. In den Höhenlagen, in denen *S. tyrolensis* Laich. vorkommt, werden Rüben nicht angebaut. Vor allem paßt die Angabe Kirchners für die Larven „sie verwüsten (nebst anderen Arten, Verf.) oft ganze Felder" in keiner Weise, wenn man die Verbreitung der Gebirgssilphe berücksichtigt und zu der Verbreitung des Rübenbaues in Beziehung setzt.

e) Darmtractus der Imago.

Bei einer Gesamtkörperlänge von durchschnittlich 16 mm mißt der Darmtractus der *Silpha tyrolensis* im ganzen 46 mm. Davon kommen auf den Mitteldarm 15, auf den Enddarm 27 mm. Ein ähnliches Verhältnis zwischen den Längen von Mittel- und Enddarm hatten *Silpha obscura* (16 und 33 mm), *Xylodrepa quadripunctata* (17 und 23 mm) und *Oeceoptoma thoracica* (19 und 28 mm). Abweichend sind *Phosphuga atrata* (12,6 und 40 mm) sowie *Blitophaga opaca* (14 und 18 mm).

Die Anatomie und Histologie des Darmtractus der *Silphini* haben wir in unserer Arbeit über *Phosphuga atrata* L.[1] beschrieben. Der Darm von *Silpha tyrolensis* bietet über das dort Ausgeführte hinaus keine Besonderheiten.

f) Eiablage.

Da das Untersuchungsmaterial erst Anfang August bei uns eintraf, konnten wir nur noch den Schluß der Eiablageperiode beobachten. Wie die übrigen *Silphini* legt auch *Silpha tyrolensis* die Eier in der Erde ab. Am Grunde der Glasgefäße fertigt das Weibchen mit dem Hinterleibsende eine verhältnismäßig *umfangreiche Höhle von 1½—2 cm Durchmesser* an, in die es *im Gegensatz zu den bisher untersuchten Silphini die Eier nicht einzeln, sondern in der Regel in leicht verklebten Haufen von durchschnittlich 11 Stück ablegt.* Außer diesen Eihaufen fanden wir hin und wieder auch ein einzelnes Ei in der Erde. In der Zeit vom 4. VIII. bis 9. VIII. wurde von jedem ♀ ein solches Gelege produziert. Damit war aber offensichtlich die Eierlegeperiode vorüber, denn wir fanden bis zum 15. VIII. nur noch einige wenige einzelne Eier. Später erlosch die Legetätigkeit gänzlich. Ein ♀, das gelegentlich der Kontrolle des Zuchtgefäßes beim Eierlegen gestört wurde (es hatte bereits ein Ei abgelegt), fertigte sich eine neue Erdhöhle an, in der es den Rest der Eier ablegte.

g) Hilfsapparat bei der Eiablage.

Der Scharrapparat, mit dem das Silphidenweibchen die Erdhöhle anfertigt, in die es je nach der Art ein oder mehrere Eier ablegt, ist bei allen *Silphini* im Prinzip gleich gebaut (Abb. 1). Wie wir bereits in unserer Arbeit über „*Silpha obscura*" L. beschrieben haben, schließen sich, von der Dorsalseite gesehen, an das 9. Tergit rechts und links die beiden Basalglieder (*Bs*) und dann die Endglieder (*Eg*) mit den Styli (*St*) an.

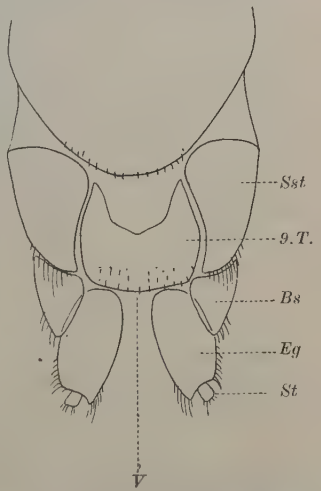


Abb. 1. Vorgestülpter Legeapparat des ♀ von *Silpha tyrolensis* LAICH. *V* Vaginalöffnung, *St* Stylus, *Eg* Endglied, *Bs* Basalglied, *9. T.* 9. Tergit, *Sst* Seitenstück (dorsal).

Es gibt jedoch artspezifische Unterschiede in der Ausgestaltung dieser Organe in der Reihe der *Silphini*, und diese Verschiedengestaltigkeit ist erstens in der besonderen Form des 9. Tergits und zweitens im Endglied und der Art, wie der Stylus eingefügt ist, gegeben.

Bei *Silpha tyrolensis* ist das Endglied terminal wenig eingebuchtet. Der Stylus ragt über das Endglied hinaus. Die nach innen (analwärts)

[1] Diese Zeitschrift **9**, H. 1/2, 281—287.

gerichtete Seite des Endgliedes zeigt eine geringe Verlängerung gegenüber der Außenseite. Diese Verlängerung fehlt bei *Phosphuga atrata* noch gänzlich, bei *Silpha tyrolensis* ist sie angedeutet, bei *Xylodrepa quadr.* etwas stärker ausgeprägt. Bei *Silpha obscura* überragt die verlängerte Innenseite des Endgliedes den Stylus etwas, bei *Oeceoptoma thoracica* bereits beträchtlich, und in der Gattung *Blitophaga* ist die Innenseite des Endgliedes zu einem langen Fortsatz ausgezogen und auch die Außenseite ein wenig verlängert, so daß der Stylus in einer tiefen Bucht eingebettet liegt.

h) Absterben und Winterschlaf.

In der zweiten Hälfte des August starben die meisten Altkäfer allmählich ab. Ein Paar hielt sich bis in den November hinein. Das ♀ erlebte sogar noch den Dezember. Die Tiere waren in einem ungeheizten Raum untergebracht. Während die alte Generation allmählich abstarb, zogen sich die *Jungkäfer zum Winterschlaf in die Erde zurück.*

C. Ei- und Embryonalentwicklung, Häutung und Schlüpfvorgang.

Die Eier von *Silpha tyrolensis* Laich. sind glatt und gelblich weiß, wie die der übrigen *Silphini*. Ihre Form ist oval. Die Länge der beiden Durchmesser beträgt durchschnittlich 2,46 mm bzw. 1,93 mm.

Die Embryonalentwicklung dauerte während unserer Beobachtungszeit im August 5 Tage. Die durchschnittliche Temperatur während dieser Zeit betrug + 22° C.

Die Embryonalvorgänge sowie das Schlüpfen und die Ausfärbung der Larve verlaufen in einer Weise wie wir das bereits für andere *Silphini* geschildert haben.

D. Biologie der Larve.

a) Allgemeine Lebensäußerungen.

Die Larven der *Silpha tyrolensis* sind lebhafte Tiere. Auf Beunruhigung hin versuchen sie entweder mit hastigen Bewegungen zu entfliehen, oder sie verfallen in Thanatose. In der Futterwahl verhalten sich die Larven ebenso wie die Imagines. *Sie nehmen sowohl Fleisch als Pflanzenkost zu sich, sind also omnivor.* Bei der Aufzucht wurde Rind- und Schweinefleisch gern angenommen, ebenso aber auch Spinat, Salat, Löwenzahn, Radieschenblätter, Bananen, Äpfel, Birnen und Stückchen von Moorrüben. Im Gegensatz zur Imago nimmt auch die Larve von *S. tyrolensis* Laich., genau wie die übrigen *Silphini*-Larven, feste Nahrungspartikel in ihren Darmtractus auf.

b) Entwicklung der Larve und Verpuppung.

Die von uns im August 1928 bei einer durchschnittlichen Temperatur von + 22° C gezogenen Larven entwickelten sich in 26 Tagen zu Jung-

käfern. Das I. Larvenstadium dauerte im Mittel 5 Tage, das II. 2 Tage, das III. 5 Tage. Zur Verpuppung vergruben sich die erwachsenen Larven 2—3 cm tief in der Erde. Sie stellten durch schlagende und drehende Bewegungen mit dem Abdomen einen kleinen Hohlraum her, in dem sie sich etwa 4 Tage später in Puppen verwandelten. Die Puppenruhe dauerte im Durchschnitt 10 Tage. Dann erschienen die Jungkäfer.

Abb. 2. Imago von *Silpha tyrolensis* LAICH. (etwa 4,8× vergr.). Gez. von M. LANDSBERG.

E. Der Jungkäfer (Abb. 2).

Wenn der Jungkäfer schlüpft, sind Abdomen und Elytren noch völlig weiß, Kopf, Halsschild, Schildchen, Beine und Hinterleibsspitze dagegen rotbraun. Nach etwa 2 Tagen ist der Käfer ausgefärbt und verläßt die Puppenhöhle. Wie wir an anderer Stelle bereits erwähnten, behalten manche Individuen zeitlebens eine bräunliche Färbung der Flügeldecken. Schon ehe die Tiere gefressen haben, scheiden sie auf Beunruhigung hin einen in diesem Falle hellen, gelblichen Tropfen aus dem After und aus dem Munde ab. In Begleitung treten häufig Thanatoseerscheinungen auf. Sobald der Käfer ausgefärbt ist und die Puppenhöhle

verlassen hat, begibt er sich auf die Nahrungssuche und nimmt reichlich Nahrung zu sich. In der Nahrungsauswahl und den sonstigen Lebensäußerungen stimmt er mit den Altkäfern überein.

F. Morphologie der Larvenstadien.

Die Larve von *Silpha tyrolensis* Laich. wurde bereits von Heer (1836) beschrieben und (wenn auch unzulänglich) abgebildet. Eine weitere Larvenbeschreibung, die sich auf die erstgenannte stützt, lieferte Xambeu. Die Larve gehört dem flachen, breiten Typus der Silphidenlarven an und gleicht im Habitus der Larve von *Silpha obscura* L. Der Hauptunterschied besteht in der Färbung. Während die Larve von *S. obscura* meist ziemlich hell gelbbraun ist und schwarze Zeichnung aufweist, ist *tyrolensis* in allen Stadien ganz schwarz mit grünlichem Metallglanz.

Wie aus der folgenden Tabelle hervorgeht, betragen die Körpermaße der drei Larvenstadien für die Länge 8, bzw. 14, bzw. 20 mm im Mittel bei einer Körperbreite von 4, bzw. 5,5, bzw. 7,5 mm.

Tabelle 1. Einige durchschnittliche Körpermaße in Millimeter zum Vergleich der drei Larvenstadien von *Silpha tyrolensis* Laich.

	Körpergröße		Kopf		Antennen			Analsegment		Pseudocerci		
	Länge	Breite	Länge	Breite	1. Glied	2. Glied	3. Glied	Länge	Breite	1. Glied	2. Glied	Endborste
L_1	8	4	1,12	1,50	0,53	0,52	0,69	0,46	0,71	0,52	0,36	0,22
L_2	14	5,5	1,72	2,19	0,74	0,71	0,86	0,67	1,09	0,75	0,34	—
L_3	20	7,5	2,31	2,69	0,86	0,69	0,91	0,74	1,29	0,93	0,34	—

I. Larvenstadium (Abb. 3a).

Körperlänge: 8 mm.

Der Kopf: Der Kopf mißt 1,12 mm von vorn nach hinten (Tabelle) und 1,50 mm von rechts nach links hinter der Antennenwurzel gemessen, ist also etwas breiter als lang. Die 6 Ocellen jederseits liegen, wie bei allen *Silphini*-Larven in 2 Gruppen von 4 bzw. 2 Ocellen dorsal und ventral in der Umgebung der Antennenwurzel. Die Stirn ist verstreut beborstet. Von den drei Antennengliedern sind die beiden ersten ungefähr gleich lang (0,53 mm), das dritte mißt dagegen im Durchschnitt 0,69 mm. Auch bei dieser Larvenform trägt das zweite Antennenglied am apikalen Ende seitlich von der Gelenkfläche ein rundes, weichhäutiges, mit stärkeren Borsten umgebenes und mit Sinnesorganen ausgestattetes Feld.

Der Bau der Mundwerkzeuge ist der gleiche wie bei den übrigen Silphinenlarven. Wir können in allen Teilen auf die Beschreibung der Larve von *Silpha obscura* L. verweisen, die wir in Teil I der vorliegenden Studienreihe gegeben haben.

Die Dorsalseite: Die Dorsalseite der Larve ist glatt und schwach glänzend. Sie ist mit nicht sehr dicht stehenden, ganz kurzen, nur mit der Lupe sichtbaren Härchen bedeckt.

Der Prothorax ist trapezförmig mit annähernd geraden Begrenzungslinien und abgerundeten Ecken. Die Seitenränder überragen den Larvenkörper wie bei allen Silphinenlarven. Die kaudalen Ecken sind nur ganz wenig nach hinten ausgezogen. Eine feine Linie, die Präformation des Häutungsspaltes, läuft median über alle drei Thoraxsegmente hin.

In der Region des Meso- und Metathorax, sowie des ersten Abdominalsegmentes verbreitert sich der Larvenkörper noch etwas, um sich von da ab in kaudaler Richtung allmählich wieder zu verjüngen, so daß er im ganzen eine länglich-ovale Gestalt besitzt.

Meso- und Metathorax sind in der Ausdehnung von vorn nach hinten nur etwa halb so lang wie der Prothorax. Seitlich laufen sie, wie auch die Abdominalsegmente, in flügelförmige „Paratergite" aus. Jedes Paratergit trägt an seiner kaudalen Ecke eine kräftige, nach hinten gerichtete Borste. Die Ränder der Paratergite sind mit einzelnen kleineren steifen Borsten ausgestattet. Diese sind wahrscheinlich Sinneshaare, die die Berührung eines Tergites mit dem benachbarten bei den Bewegungen des Tieres perzipieren.

a b c

Abb. 3 a—c. a I. Larvenstadium von *Silpha tyrolensis* LAICH. (etwa 3,5 × vergr.). b II. Larvenstadium (etwa 3 × vergr.). c III. Larvenstadium (etwa 4 × vergr.). Gez. von M. LANDSBERG.

Die Tergite sind einfache, glatte, schmale Chitinspangen, die in die beschriebenen seitlichen Anhänge auslaufen. Beim 9. Abdominalsegment sind die Paratergite nur andeutungsweise vorhanden. Das Tergit endet jederseits kaudal in einer kleinen Spitze mit Borste. In medianer

Richtung daneben entspringen aus der Intersegmentalhaut die beiden zweigliedrigen Pseudocerci. Das erste Glied überragt mit einer durchschnittlichen Länge von 0,52 mm meistens bereits das Analsegment (etwa 0,46 mm lang) ein wenig. Das zweite Glied ist im Mittel 0,36 mm lang und trägt noch eine steife Endborste von 0,22 mm Länge im Mittel (vgl. Tabelle). Das 10. Abdominalsegment stellt sich auch bei dieser Larve als ein etwa 0,46 mm langes Chitinrohr mit ovalem Querschnitt dar. Den distalen Verschluß des Rohres bildet eine weiche, elastische Haut, das Pygopodium, die den After umgibt und beim Kriechen der Larve saugnapfartig der Unterlage angepreßt werden kann und dem Tier besonders an glatten Flächen (Steinen, Pflanzenteilen) beim Klettern einen wesentlichen Halt gewährt. Der distale Rand des erwähnten Chitinrohres ist von einem Kranz längerer Borsten besäumt.

Die Ventralseite: Der Bau der Ventralseite der Larve entspricht wiederum dem der anderen bisher beschriebenen *Silphini*-Larven. Der Thorax ist auf der Ventralseite größtenteils weichhäutig, abgesehen von chitinösen Versteifungen an der Basis der Beine, in der Umgebung des Stigmas, das jederseits im Prothorax liegt, und in der Kopfbeuge.

Auch das 1. Abdominalsegment ist ziemlich weichhäutig, mit einem medianen, etwas kräftigeren Chitinschild. Das 2.—8. Abdominalsegment wird auf der Ventralseite von je einer glatten Chitinspange bedeckt. Am kaudalen Rande tragen diese Spangen je eine Reihe einzeln stehender, steifer Borsten. Seitlich laufen die Sternite, ähnlich den Tergiten, in flügelförmige Anhänge aus, mit nach hinten gerichteten, bedornten Ecken. Doch sind diese „Parasternite" bedeutend kleiner als die „Paratergite" der Dorsalseite und werden von diesen weit überragt. Zwischen Sternit und Tergit liegt bei jedem Segment die weichhäutige Pleure, bei der nur das darin liegende Abdominalstigma von einem Chitinhof umgeben ist. Beim 9. Abdominalsegment stoßen Tergit und Sternit direkt in einer Kante zusammen, die, wie schon erwähnt, distal eine nach hinten gerichtete Borste trägt. Das Analsegment wurde bereits beschrieben. Die Extremitäten stimmen im Bau mit denen der anderen *Silphini*-Larven genau überein. Wir haben sie in unserer Arbeit über *Silpha obscura* L. ausführlich beschrieben.

II. und III. Larvenstadium (Abb. 3b und c).

Körperlänge: L_2 14 mm; L_3 20 mm.

Die Unterschiede zwischen den Larvenstadien sind, wie bei den übrigen *Silphini*-Larven auch, nicht in der äußeren Organisation des Körpers, sondern nur in absoluten und relativen Differenzen der Körperausmaße festzustellen.

In den meisten Fällen genügt zur Unterscheidung der Stadien die Feststellung der Körpergröße. Doch können hier in den verschiedenen

Ernährungs- und Bewegungszuständen der Tiere, sowie kurz vor und nach den Häutungen Unsicherheiten auftreten, so daß man zweckmäßig Körperteile, die diesen Schwankungen nicht ausgesetzt sind, in ihrer Größe miteinander vergleicht. Die Tabelle 1 enthält derartige Messungen.

Der Vergleich der dort aufgeführten Zahlen läßt einige Besonderheiten im Wachstum der Larven erkennen. Während z. B. Länge und Breite des Kopfes ziemlich gleichmäßig von einem Stadium zum nächsten um etwa 0,5—0,6 mm zunimmt, wachsen andere Körperteile recht ungleichmäßig. Am auffallendsten ist dies bei den einzelnen Antennengliedern. Das 1. Glied wächst im Laufe der Entwicklung am stärksten (0,33 mm), das 2. am schwächsten (0,17 mm), so daß sich die relativen Längen der Glieder verschieben. Auch bei den Pseudocerci wächst nur das 1. Glied, während das 2. stehen bleibt.

Abb. 4. Puppe von *Silpha tyrolensis* Laich., ventral (etwa 5 × vergr.).

G. Morphologie der Puppe (Abb. 4).

Die Puppe von *Silpha tyrolensis* Laich. wurde bereits von Rosenhauer 1882 beschrieben. Sie gleicht den Puppen der übrigen *Silphini* genau. Ihre Körperlänge ohne Pseudocerci gemessen, beträgt ungefähr 15 mm bei einer Thoraxbreite von 6 mm, sie stimmt also hierin ungefähr mit *Silpha obscura* L. überein. Auch sonst paßt die von uns für *Silpha obscura* L. gegebene Puppenbeschreibung auch auf die Puppe von *Silpha tyrolensis* Laich. mit der Einschränkung, daß die besser ausgebildeten Hinterflügel der *tyrolensis* wie die Elytren etwa 5 mm lang sind. Auch die *tyrolensis*-Puppe hat auf dem Metasternum zwei kleine, dornförmige Zapfen von unbekannter Bedeutung.

Literaturverzeichnis.

Everts, E.: *Coleoptera Neerlandica*, III. Teil, S. 181. s'Gravenhage 1922. — *Coleoptera Neerlandica*. Nieuwe Naamclijot Zutphen **1925**, 37. — **Fowler:** Coleopt. Brit. Islds. **6**, 247 (1913). — **Friederichs, K.:** Was ist *Silpha atrata*? Z. angew. Entomol. 8, 182 (1922). — **Ganglbauer, L.:** Die Käfer von Mitteleuropa, III, 188. Wien 1899. — **Germar, E. F.:** Coleopterorum Species, S. 82 (1824). — **Hatch, M. H.:** Silphidae II. Junk-Schenklings Coleopterorum Catalogus, Pars 95, S. 109. Berlin 1928. — **Heer, O.:** Observationes Entomologicae (1836). — **Heymons, R.**

v. Lengerken, H. und **Bayer, M.:** Studien über die Lebenserscheinungen der *Silphini*. I. *Silpha obscura* L. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **6**, H. 2, 287—332 (1926). — Studien über die Lebenserscheinungen der *Silphini*. II. *Phosphuga atrata* L. Ebenda **9**, H. 1/2, 271—312 (1927). — Studien über die Lebenserscheinungen der *Silphini*. III. *Xylodrepa quadripunctata* L. **10**, H. 2/3, 336—352 (1928). — Studien über die Lebenserscheinungen der *Silphini*. IV. *Blitophaga opaca* L. Ebenda **14**, H. 1, 234—260 (1929). — **Karsch, F.:** Bestimmungstabellen von Insektenlarven. 1. *Silpha* und Genossen. Entomol. Nachr. **1884**, 221—229. — **Kirchner, O.:** Die Krankheiten und Beschädigungen unserer landwirtschaftlichen Kulturpflanzen. 2. Aufl., S. 284, 291. Stuttgart 1906. — **v. Laicharting, J. N.:** Verzeichnis und Beschreibung der Tyroler Insekten **1**, Teil I, 98. Zürich 1781. — **de Marseul, L.:** Précis des Genres et espèces de la tribu des Silphides de l'ancien monde. L'Abeille **22**, 4. Sér.; 165 (1884). — **Portevin, G.:** Les grands Necrophages du globe (*Silphini, Necrodini, Necrophorini*). Encyclopédie Entomologique **6**, 78, 147. Paris 1926. — **Reitter, E.:** Bemerkungen zur neuesten Ausgabe des „Catalogus Coleopterorum Europae et Caucasi". Wien. Entomol. Ztg **3**, 240. Wien 1884. — Bestimmungstabellen der europäischen Coleopteren. XII. *Necrophaga*. Verh. naturforsch. Ver. Brünn **23**, 80 (1885). — Fauna germanica. Die Käfer des Deutschen Reiches **2**. Stuttgart 1916. — **Rosenhauer, W. G.:** Käfer-Larven. Stettiner Entomol. Ztg **43**, 3 (1882). — **Walsh, G. B.:** *Silpha nigrita* Creutz. in Co. Durham. Entomol. Month. Mag. **54**, 162. London 1918. — **Xambeu:** Mœurs et metamorphoses des espèces du genre *Silpha* L. Naturaliste, S. 283. Paris 1906.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Tokio.)

UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE SPEICHELDRÜSE DER LIBELLEN.

Von

HIDEMITI OKA.

Mit 18 Textabbildungen.

(Eingegangen am 6. November 1929.)

Inhaltsübersicht.

Seite

Einleitung 275
Material und Methode 276
1. Morphologischer Teil.
Historisches 276
Die Speicheldrüse 277
Anhang: Die Önocyten. 279
Der Ausführgang 280
Das Reservoir 280
Die Speichelspritze 282
Das sympathische Nervensystem 284
Der Drüsennerv 284
2. Physiologischer Teil.
Bisherige Angaben über die Sekretion bei Insekten 285
Bisherige Angaben über die Speichelsekretion bei Insekten. 287
Ergebnisse meiner Untersuchung. 289
Einwirkung von Hunger auf die Speichelsekretion 291
Einwirkung von Pilocarpin auf die Speichelsekretion 291
3. Eine neue Auffassung über die Beziehung zwischen acinösen und tubulösen Speicheldrüsen der Insekten. 292
Zusammenfassung 298
Literaturverzeichnis 300

Einleitung.

Den Inhalt dieses Aufsatzes bildet das Ergebnis einer morphologisch-physiologischen Untersuchung über die Speicheldrüse der Libellen, die ich 1926/27 gemacht habe.

Ich wählte aus zweierlei Gründen als Untersuchungsobjekt Libellen. Erstens ist das Material sehr leicht zu bekommen, und zweitens stellen die Libellen trotz ihrer spezialisierten Körpereinrichtungen doch eine primitive Insektenordnung dar, so daß wir, ausgehend von den an ihnen gewonnenen Resultaten, zu einem klaren Verständnis des ursprünglichen Baues der Speicheldrüse der Insekten gelangen können.

Meine Untersuchung bezieht sich auf *Orthetrum albistylum speciosum* UHLER und *Sympetrum Darwinianum* SELYS., und zwar wurde das erste für die anatomische, das zweite für die histologische Untersuchung benutzt. Diese Uneinigkeit

kam dadurch zustande, daß ich den ganzen Sommer (1926) mit der anatomischen Untersuchung zubrachte und die histologische Untersuchung erst im Herbst anfing, als es *O. albistylum speciosum* nicht mehr gab. Auch einige andere Arten wurden vergleichsweise in die Untersuchung einbezogen.

Die ganze Arbeit gliedert sich in drei Hauptabschnitte. Im ersten Abschnitt wird die Morphologie der Speicheldrüse und des dazugehörigen Nervenapparates behandelt. Im zweiten Abschnitt wird die histologische Veränderung der Drüsenzellen während der Sekretion diskutiert, da auf diesem Gebiete unsere Kenntnisse heute noch ziemlich lückenhaft sind. Im dritten Abschnitt wird eine neue Auffassung über die Beziehung zwischen acinösen und tubulösen Speicheldrüsen, zu der ich im Laufe dieser Untersuchung gelangt bin, erörtert; sie ist um so bedeutungsvoller, als sie mit der Frage nach dem Ursprung der Spinndrüse der Seidenraupe in direkter Beziehung steht.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, meinem verehrten Lehrer an der Universität Tokio, Herrn Professor Goto, für seine liebenswürdige Unterstützung meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Material und Methode.

Als Untersuchungsobjekte wurden, wie schon oben erwähnt, *Orthetrum albistylum speciosum* Uhler und *Sympetrum Darwinianum* Selys. benutzt. Sie wurden alle in dem botanischen Garten der hiesigen Universität von mir gesammelt.

Die anatomische Untersuchung der Drüse und des dazugehörigen Nervenapparates wurde mit Hilfe eines gewöhnlichen Präpariermikroskops von Zeiss ausgeführt.

Für die mikroskopische Untersuchung mußte die Drüse vorher aus dem Tiere herausgenommen werden, was anfänglich nicht ohne Schwierigkeit geschah. Nach vielfachen Versuchen fand ich folgende Methode als die beste: Man betäubt das Tier mit Chloroform, schneidet den Kopf und den Hinterleib ab und halbiert dann den Brustkorb mit einem scharfen Messer in zwei gleiche Hälften. Dabei bleibt die Drüse immer als Ganzes in der einen oder anderen Hälfte, und niemals geschieht die Zerreißung. Auf diese Weise gelang es mir, nach einiger Übung die Drüse ziemlich schnell und sicher herauszunehmen.

Als Fixierungsmittel wurden benutzt: Verschiedene Gemische von Flemming, Zenker, Gilson, Bouin und reine Sublimatlösung. Das fixierte Objekt wurde über Chloroform in Paraffin eingebettet. Die Schnitte wurden gefärbt mit Hämatoxylin nach Heidenhain oder Delafield (mit oder ohne Nachfärbung), Safranin-Lichtgrün oder Säurefuchsin-Anilinblau-Orange nach Mallory. Die Schnittdicke beträgt 4—6 μ. Unter den genannten Fixierungsmitteln erwies sich das Zenkersche Gemisch als das beste. Nicht minder gut war das Flemmingsche Gemisch. Auch M. Elmassian (1910) berichtet in seiner Arbeit über die Speicheldrüsen der Milben, daß er mit dem Zenkerschen oder Flemmingschen Gemisch die besten Resultate erzielen konnte. Er hat daraus den Schluß gezogen, daß das in diesen Gemischen enthaltene Kaliumbichromat für die Fixierung der Drüse besonders geeignet sei.

1. Morphologischer Teil.

Historisches.

Über die Speicheldrüsen der Libellen liegen meines Wissens bis jetzt nur drei Arbeiten vor: N. Poletajew, Des glandes salivaires chez les Odonates. C. r. Acad. Sci. Paris **91** (1880). — Derselbe, Speicheldrüsen bei den Odonaten. Horae Soc. Ent. Ross. **16** (1881). — L. Bordas, Les glandes salivaires des Pseudo-neuroptères et des Orthoptères. Arch. de Zool. expér. **5** (1897).

Poletajew (1880, 1881) hat zum erstenmal die Existenz der Speicheldrüse bei den Odonaten nachgewiesen, und zwar bei allen drei Familien derselben[1]. Er stellte folgendes fest: Die Speicheldrüse der Libellen, die ihrer anatomischen Beschaffenheit nach zu den acinösen Drüsen gerechnet werden muß, befindet sich im Thorax. Sie ist paariges Organ, jede Hälfte besitzt ihren eigenen Ausführgang. Die zwei Ausführgänge vereinigen sich im Kopf zu einem gemeinsamen Gang, der unterhalb der Zunge nach außen mündet. Kurz vor der Vereinigungsstelle erweitert sich jeder Ausführgang zu einer Ampulle, die je nach den Arten bald rundlich, bald eiförmig ist. Poletajew gibt die Abbildungen der Speicheldrüsen von *Lestes sponsa*, *Libellula scotica* und *Aeschna grandis*.

N. Bordas (1897), der wirklich Spezialist in den Speicheldrüsen der Insekten genannt werden kann, untersuchte mehr als 20 Arten von Odonaten (unter ihnen sind 11 Arten Agrionidae, 6 Arten Aeschnidae und 6 Arten Libellulidae) und bestätigte vollauf die obige Behauptung Poletajews. Er teilte ferner das ganze Drüsensystem in zwei Abschnitte ein, d. h. in die Oberschlundlappen (les grappes sus-oesophagiennes) und die Unterschlundlappen (les grappes sous-oesophagiennes). Die ersten befinden sich oberhalb des Ösophagus, die zweiten zwischen dem Ösophagus und den ersten Thorakalganglien. Die ersten können auch gänzlich fehlen. Was die Histologie der Drüse betrifft, so besteht die Wand jedes Drüsenacinus aus drei Schichten, nämlich einer Basalmembran, einer Lage von Drüsenzellen und einer Intima. Die Wand des Reservoirs läßt uns ebenfalls drei Schichten erkennen: eine Peritonealmembran, eine Lage von großen, polyedrischen Zellen und eine Intima. Der Ausführgang ist mit chitinösen Spiralleisten versehen, hat somit eine täuschende Ähnlichkeit mit einer Trachee.

Seit 1897 hat unsere Kenntnis auf diesem Gebiete keine wesentliche Vertiefung erfahren. So konnte z. B. R. J. Tillyard in seiner monographischen Darstellung „The Biology of Dragonflies" nur die Ergebnisse der zwei oben zitierten Forscher wiedergeben.

Die Speicheldrüse.

Das ganze Drüsensystem teilt sich, wie oben erwähnt, in die Ober- und Unterschlundlappen. Bei den von mir untersuchten Arten sind die ersten stets stärker entwickelt als die zweiten.

Die früheren Autoren sagen einfach, daß die Oberschlundlappen oberhalb des Ösophagus liegen. Ich möchte nun ihre Lage näher präzisieren. Sie befinden sich zwischen dem rechten und linken Musculus tergosternalis tertius (nach der Terminologie Berleses) (Abb. 1, M_1) und bilden mit dem benachbarten Fettgewebe eine kompakte Masse (Abb. 1, Dr_1). Von der Seite gesehen ist diese Masse trapezoidal. Da Bordas nichts von dem Fettgewebe erwähnt und die Drüse einfach als trapezoidal beschreibt, ist es sehr wahrscheinlich, daß er die gesamte Masse für die Drüse hält. Die Injektion von Carmin nach Comstocks Angaben (Elements of Insect Anatomy, 10th edition, 1918, S. 48) zeigt, daß die Aorta mitten durch die Drüse läuft. Es ist bemerkenswert, daß die Speicheldrüse eine so innige Beziehung zur Aorta aufweist. Ich kann

[1] Ältere Autoren, wie Cuvier, L. Dufour und andere, die sich mit der Anatomie der Libellen beschäftigten, bemerkten die Speicheldrüsen überhaupt nicht.

in der Literatur überhaupt keine Parallele finden. Auf Querschnitten sieht man, daß im allgemeinen das Fettgewebe die obere, die Drüse die untere Hälfte der gesamten Masse einnimmt (Abb. 2). Nach dem hinteren Ende zu nimmt das Fettgewebe an Volumen zu und die Drüse wird vollständig darin eingebettet. Um die Grenze zwischen dem Fettgewebe und der Drüse genau festzustellen, benutzte ich die Osmiumsäure oder den alkoholischen Auszug der *Capsicum*-Früchte (nach Okajima). Das Fettgewebe nimmt dabei die schwarze bzw. rote Farbe an, die Drüse bleibt dagegen ungefärbt. An einigen Stellen ist aber die

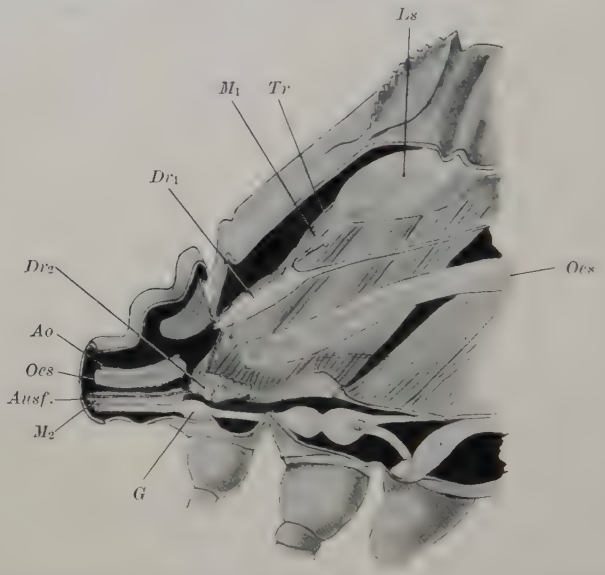


Abb. 1. Längsschnitt durch den vorderen Teil des Thorax (*O. a.*)[1]. *Ao* Aorta, *Ausf.* Ausführgang, Dr_1 die Oberschlundlappen, Dr_2 die Unterschlundlappen der rechten Seite, *G* Prothorakalganglien, *Ls* Luftsack, M_1 Muscolus tergosternalis tertius, M_2 Muscolus iugularis ventralis, *Oes* Ösophagus, *Tr* Tracheen zur gesamten Masse.

Grenze nicht so scharf zu ziehen. Ein Paar Tracheen, die aus dem im Mesothorax befindlichen Luftsack entspringen, versorgen das Fettgewebe. Sie laufen in der Längsrichtung der gesamten Masse, entsenden drei oder vier Seitenäste, die nach mehrmaligen Teilungen schließlich zu den Tracheolen übergehen. Im Gegensatz zu dem Fettgewebe bekommt die Drüse keine Tracheen. Hierdurch unterscheidet sich die Speicheldrüse der Libellen von den mit Tracheen reichlich versorgten Speicheldrüsen der Dipteren und Spinndrüsen der Lepidopterenlarven. Der Zusammenhang zwischen Speicheldrüse und Fettgewebe ist bisher nur wenig erforscht worden. Die alleinige Angabe von H. Wielowijeski

[1] *O. a.* = *Orthetrum albistylum.*

(1883) betrifft die jüngere Larve von *Corethra plumicornis*. Da sind die beiden durch „bindegewebige Fädchen oder zarte Häutchen" verbunden. Aber es ist unmöglich, diese Befunde mit dem meinigen in etwaige Beziehungen zu bringen, da die Speicheldrüse der Dipteren, wie wir später sehen werden, mit dem Speichelreservoir, nicht mit der Speicheldrüse der Libellen homolog ist.

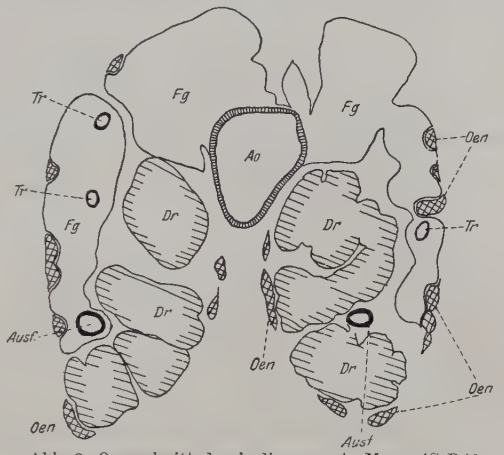


Abb. 2. Querschnitt durch die gesamte Masse (*S.D.*)[1]. *Ao* Aorta, *Ausf* Ausführgang, *Dr* Drüse, *Fg* Fettgewebe, *Oen* Önocyten, *Tr* Tracheen.

Die Unterschlundlappen (Abb. 1, Dr_2) liegen unterhalb des Ösophagus auf den ersten Thorakalganglien. Bei allen von mir untersuchten Arten sind sie stets schwächer entwickelt als die Oberschlundlappen. Die Ausführgänge der Ober- und Unterschlundlappen vereinigen sich in der Nähe der Unterschlundlappen und laufen weiter vorwärts.

Hinsichtlich der Histologie besteht zwischen den beiden Lappen kein Unterschied. Der Drüsenacinus setzt sich aus einer Basalmembran, einer Lage von Drüsenzellen und einer Intima zusammen. Kein präformierter, intrazellulärer Kanal ist vorhanden. Somit gehört diese Drüse zu den „ghiandole pluricellulari semplice" von Berlese. Jede Drüsenzelle besitzt an der Basis einen rundlichen Kern. Im Ruhezustande ist sie völlig mit Granula erfüllt, die sich mit Säurefuchsin intensiv rot färben. Die Drüse fällt also unter die Kategorie der „glande rhagyocrine érythrophile" französischer Autoren. Über die morphologische Veränderung der Drüsenzellen während der Sekretion siehe den physiologischen Teil.

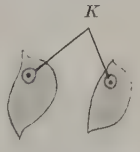


Abb. 3. Önocyten. *K* Kern (*S.D.*).

Anhang: Die Önocyten (Abb. 3).

Über die Önocyten der Libellen ist bisher fast nichts bekannt. So schreibt z. B. Tillyard: „The large cells known as oenocytes also appear to be present, at any rate, in the abdomen of the larva, but I know of no definite observation concerning them."

Ich habe gelegentlich in dem die Drüse von oben bedeckenden Fettgewebe Zellen gefunden, die als Önocyten angesehen werden können. Sie finden sich hier und da im Fettgewebe, aber meistens an der Peripherie

[1] *S.D.* = *Sympetrum Darwinianum.*

desselben. Sie weisen nicht die segmentale Anordnung auf, wie für die Mehrzahl der Insekten konstatiert worden ist. Die einzelnen Önocyten sind sphärisch bis spindelförmig. Das Protoplasma ist so fein granulös, daß es fast homogen erscheint. Der Kern sitzt in der Mitte der Zelle. Er ist rundlich und enthält ein ebenfalls rundliches Kernkörperchen. Ich konnte keine direkte Beziehung zwischen Önocyten und Tracheen nachweisen. Zu bemerken ist ferner, daß die mittlere Partie der Oberschlundlappen fast ausschließlich von den Önocyten umhüllt ist.

Der Ausführgang (Abb. 1, *Ausf.*).

Die zwei Ausführgänge laufen geradlinig vorwärts, dicht unterhalb des Ösophagus, zwischen dem rechten und linken Musculus iugularis ventralis (nach der Terminologie Berleses Abb. 1, M_2), dann treten sie durch das Foramen posterior in den Kopf hinein. Bald darauf nimmt der Gang an Kaliber zu (Abb. 4). Dies ist bedingt durch die dikkere Wand des Ganges, das innere Lumen erfährt dabei keine Erweiterung. Histologisch besteht zwischen diesem Abschnitt und dem darauf folgenden Reservoir kein wesentlicher Unterschied (Abb. 5). Das Lumen des Ausführganges, ausgenommen das des letztgenannten Abschnittes, ist mit einem elastischen Spiralfaden umkleidet, welcher dem ganzen Organe das Aussehen einer Trachee verleiht und denselben Zweck hat wie die Drahtwindungen in einem weiten Gummischlauche, nämlich die Wandungen zu stützen, damit sie nicht infolge der auf das vordere Ende wirkenden Pumpbewegungen zusammenfallen[1].

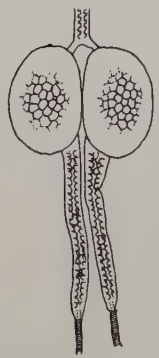


Abb. 4. Ausführgang mit Reservoir (*O. a.*).

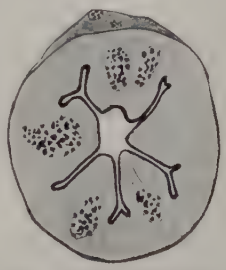


Abb. 5. Querschnitt durch den vordersten Teil des Ausführganges (*S.D.*). Zeiss IV × Imm. 1,8 mm.

Das Reservoir (Abb. 6).

Der Ausführgang erweitert sich zu einer Art Reservoir. Seine Form ist sphärisch bei *Orthetrum albistylum speciosum* Uhler (Abb. 6b) und *Sympetrum Darwinianum* Selys. und elliptisch bei *Ictinus clavatus* Fabr. (Abb. 6a). In der Flächenansicht erkennt man, daß die Wand aus großen, hexagonalen Zellen aufgebaut ist, die je zwei Kerne besitzen (Abb. 7). L. Bordas hat diese Zellen als einkernig beschrieben und sogar abgebildet, aber das beruht auf der Verschiedenheit der Arten, wenn nicht auf einem Fehler des Beobachters. Ich habe in jeder Zelle

[1] Bei den frisch getöteten Tieren ist leicht zu unterscheiden zwischen den mit Flüssigkeit erfüllten Ausführgängen und den mit Luft erfüllten und daher silberglänzenden Tracheen.

deutlich zwei Kerne gesehen. Auch Fauré-Frémiet (1910), der sorgfältig das Speichelreservoir von *Nepa* und anderen Hydrocoriden untersuchte, fand in den Epidermiszellen den paarigen Kern (de noyaux

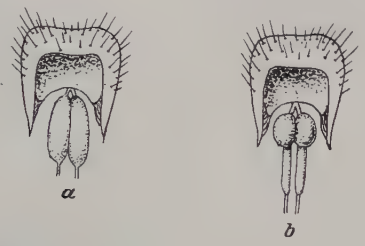


Abb. 6. Hypopharynx mit Reservoir. Ein Teil der Decke des Hypopharynx abgeschnitten. a *Ictinus clavatus*, b *Orthethrum albistylum speciosum*.

Abb. 7. Wand des Reservoirs. Die Flächenansicht (*O. a.*).

bigéminés). Ein Tracheenstamm läuft an der Unterseite des Reservoirs. Aus ihm entspringen drei oder vier Seitenäste, die sich nach mehrmaligen Teilungen plötzlich zu einer Anzahl Tracheolen auflösen. Diese Tracheolen nehmen einen schlängelnden Verlauf und bilden zusammen ein dichtes Tracheolennetz, das das Reservoir von außen vollständig umhüllt. Eine Anastomosierung der Tracheolen wurde nicht gefunden. Auf Querschnitten erkennt man, daß die Wand des Reservoirs aus einer Basalmembran, einer Lage von großen Epidermiszellen und einer porösen Chitinintima be-

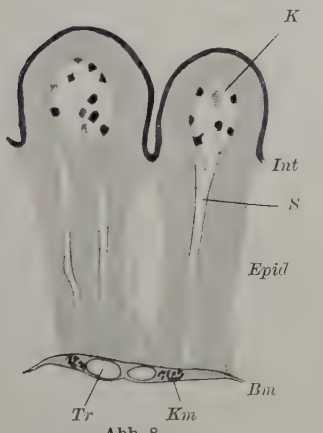


Abb. 8.

Abb. 9.

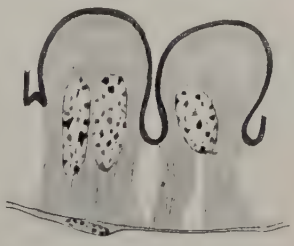


Abb. 10.

Abb. 8. Querschnitt durch die Wand des Reservoirs (*S. D.*). *Bm* Basalmembran, *Epid* Epidermiszellen, *Int* Intima, *K* Kern der Epidermiszellen, *Km* Kern der Basalmembran, *S* Verbindungssäule, *Tr* Trachee. Zeiss IV × Imm. 1,8 mm.

Abb. 9. Wie Abb. 8. Zeiss IV × Imm. 1,8 mm. — Abb. 10. Wie Abb. 8. Zeiss IV × Imm. 1,8 mm.

steht (Abb. 8). Die Zentralhöhle des Reservoirs ist völlig mit Sekret gefüllt. Die Epidermiszellen springen nach innen vor. Die günstigen Schnitte zeigen uns, daß sie je zwei Kerne besitzen[1] (Abb. 10). Die Kerne sind

[1] Die Frage, ob es sich hier wirklich um eine Zelle mit zwei Kernen oder um einen durch Verschmelzung zweier Zellen entstandenen Zellkomplex handelt, lasse ich hier unentschieden.

vielgestaltig, meistens elliptisch. Ihre Lage und Größe sind je nach den Zellen verschieden. Sie liegen bald dicht an der Basalmembran, bald in der Mitte oder sogar an dem hervorragenden Teil der Zelle. Der Kern ist achromatisch, die vereinzelten Chromatinkörner sind meistens wandständig. Hier und da in der Basalmembran sieht man ihre Kerne (Abb. 8, *Bm*). Was die Tracheolen betrifft, so konnte ich soviel feststellen, daß sie die Basalmembran durchbohren, um nach innen zu gelangen (Abb. 8, *Tr*). Ob sie noch tiefer in die Zellen selbst hineingehen oder nicht, ist nicht klar. Das Protoplasma zeigt eine radiäre Streifung. Zwischen zwei benachbarten Zellen ist ein protoplasmafreier Raum vorhanden. Bei vielen Insekten ist festgestellt worden, daß der entsprechende Raum als die Eintrittsstelle der Tracheolen benutzt wird. Meine diesbezügliche Untersuchung an Libellen ergab keine genügenden Resultate.

Die poröse Chitinintima, die nach innen vorspringenden Epidermiszellen, die radiäre Streifung des Zellplasmas und die Vielgestaltigkeit des Kerns nötigen uns zu der Ansicht, daß auch das Reservoir sekretorische Funktionen besitzt. Wenn der Kern im distalen Teil der Zelle gelegen ist, findet man ferner zwischen ihm und der Basalmembran eine protoplasmadünne Verbindungssäule (Abb. 8, *S*), vielleicht ein Zeichen dafür, daß der Kern seine Lage innerhalb der Zelle verändert hat. Wie ich schon oben erwähnt habe, ist die Lage des Kerns in einem Reservoir nicht gleich; anders ausgedrückt, es handelt sich um verschiedene Zellen in verschiedenen Stadien der Tätigkeit. Daraus kann man schließen, daß die Sekretion, wenn eine solche wirklich vorhanden ist, nicht auf einmal, wie bei den eigentlichen Speicheldrüsen, sondern leise und ununterbrochen geschehen muß[1]. Ich bin nicht der erste, der dem Speichelreservoir sekretorische Funktion zuschreibt. Auch Bugnion (zitiert von Fauré-Frémiet) vertritt dieselbe Meinung. Nachdem dieser Forscher die drüsige Natur des Speichelreservoirs der Hydrocoriden nachgewiesen hatte, schlug er vor, das genannte Organ als Anhangsdrüse „glande accessoire" zu bezeichnen. Bugnions Ansicht wurde später von Fauré-Frémiet auch von histologischer Seite gestützt. A. Knüppel hat sogar den ganzen Ausführgang (der Hemipteren) als drüsig anerkannt.

Die Speichelspritze (Abb. 11 und 12).

Die aus den beiden Speichelreservoiren entspringenden Speichelgänge vereinigen sich in einen gemeinsamen Ausführgang, der unterhalb der

[1] E. Holgren schreibt: „Det bör också inledningsvis framhållas att hos de typer af dessa körtlar, hvilka mynna på hudens fria yta, och der sålunda en mera temporär sekretion egentligen aldrig förkommer, en del af en och samma körtel kann befinna sig uti jemförelsevis hvilostadium, under det en anna del är förstatt uti starkt sekretionsarbete."

Zunge (Hypopharynx) nach außen mündet. An der Ausmündungsstelle des Ganges fand ich eine eigentümliche Einrichtung, die ihrer Funktion gemäß wohl Speichelspritze genannt werden kann. Da sie bis heute von niemandem gesehen worden ist, möchte ich sie in folgenden Zeilen ausführlich beschreiben.

An der Stelle, wo die Unterseite der Hypopharynx zum Labium übergeht, gibt es eine Querrinne, deren hintere Wand nach vorn gekrümmt ist, so daß das ganze Gebäude zwei ineinandergeschaltete und mit einem Rand gelenkig verbundene Halbröhren darstellt. Die Halbröhren sind nicht geradlinig, sondern bogenförmig gestaltet, mit den beiden Enden nach hinten gerichtet. Da die beiden Halbröhren dicht aneinandergelegt sind, ist der Zwischenraum in diesem Zustande sehr eng und auf eine schmale, sichelförmige Spalte reduziert. Die ganze vordere Halbröhre und die untere Hälfte der hinteren Halbröhre sind chitinisiert. Der Ausführgang mündet in den oben erwähnten Zwischenraum ein.

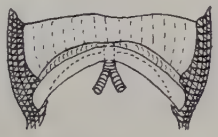


Abb. 11.

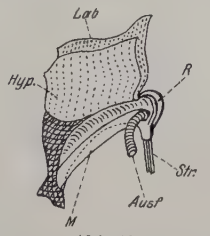


Abb. 12.

Abb. 11. Spritzeinrichtung (*O. a.*). — Abb. 12. Spritzeinrichtung (*O. a.*). *Ausf* Ausführgang, *Hyp* Unterfläche des Hypopharynx, *Lab* Innenfläche des Labium, *M* Musculus dilatator ducti glandulae salivaris, *R* Querrinne, *Str* Strang.

Kurz vor der Einmündungsstelle heftet sich am Gang ein kleiner, paariger Muskel an, den ich als „Musculus dilatator ducti glandulae salivaris" bezeichnen möchte (Abb. 12, *M*), dessen anderes Ende an den beiden zusammengewachsenen Enden der Röhre angeheftet ist. Die Wirkung des Muskels ist etwa folgendermaßen vorzustellen:

Durch seine Kontraktion wird auf die hintere Wand der Röhre ein Zug ausgeübt, wodurch sie stark nach hinten gewölbt wird. Dadurch entsteht ein luftverdünnter Raum, in den, da der Ausführgang zugleich geöffnet wird, eine gewisse Quantität des Speichels aus den hinteren Teilen eindringt. Nach Erschlaffung des Muskels kehrt dann die hintere Wand, infolge ihrer eigenen Elastizität, in die alte Lage innerhalb der vorderen Wand zurück; gleichzeitig schließt sich der Ausführgang, so daß das Sekret, dem Druck nachgebend, nach vorn gespritzt wird. Durch die rhythmische Bewegung des Muskels fließt der Speichel auf diese Weise fortwährend in die Mundhöhle ein. Eine auf demselben Prinzip aufgebaute, aber etwas anders gestaltete Speichelspritze findet man im Rüssel der Honigbiene.

Der die beiden Wände verbindende Gelenkrand sendet in der Mitte

einen kleinen Fortsatz nach hinten, an dem ein fibrillärer Strang angeheftet ist (Abb. 12, *Str*). Dieser läuft nach hinten und endet in einer birnenförmigen Anschwellung, die auf einer dünnen Membran sitzt. Nach seiner Lage zu urteilen, ist dieser Strang wohl als ein chordotonales Organ zu deuten. Um seine Natur definitiv zu bestimmen, bedarf es einer weiteren Untersuchung.

Das sympathische Nervensystem.

Um den Speichelnerv aufzusuchen, untersuchte ich das sympathische Nervensystem. Die einzige Angabe über dieses äußerst feine Gebilde ist die von J. F. Brandt (1833).

Von dem ganzen sympathischen Nervensystem kommt hier nur das paarige System in Betracht. Dies besteht aus zwei Paar Ganglien (Abb. 13). Die vorderen Ganglien schließen sich auf der Mittellinie zusammen und bilden einen länglich-ovoiden Körper. Sie liegen dicht hinter dem Gehirn, mit dem sie durch zwei Kommissuren verbunden sind. Die hinteren Ganglien entsenden zwei Nerven nach hinten. Der eine davon läuft schräg nach hinten, und nach Brandt[1] innervieren verschiedene Muskeln des Ösophagus. Der andere läuft geradlinig auf der Seitenwand des Ösophagus nach hinten und tritt in die Speicheldrüse ein. Er ist also der Speicheldrüsennerv (Abb. 13, *Spn*).

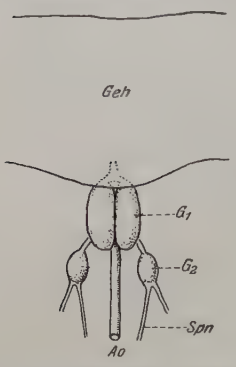


Abb. 13. Das paarige sympathische Nervensystem (*O. a.*). *Ao* Aorta, G_1 vorderes Ganglienpaar, G_2 hinteres Ganglienpaar, *Geh* Gehirn, *Spn* Speicheldrüsennerv.

Bei *Periplaneta orientalis* besteht nach B. Hofer (1887) das paarige sympathische Nervensystem aus zwei Paar hintereinanderliegender Ganglien. Das hintere Ganglienpaar verjüngt sich einerseits nach dem Kopfe zu in einen Nervenstamm, andererseits sendet es einen langen Ausläufer analwärts über den Ösophagus, welcher sich mit den Speicheldrüsen in Verbindung setzt. Nach Pierantoni (1900, 1901) liegen die Ganglien des zweiten Paares (bei Orthopteren) lateral vom Ösophagus, sind sphärisch und versorgen die Speicheldrüse. Aus diesen und meinen Befunden könnte man schließen, daß, wenn zwei sympathische Ganglienpaare vorhanden sind, die Speicheldrüse aus dem zweiten (auch Tracheenganglien genannt) ihren Nerv empfängt.

Der Drüsennerv.

Die Drüsenlappen sind von Nervengeflechten umsponnen. Jeder Acinus bekommt wenigstens einen Nerv.

Diese sogenannten Drüsennerven (Abb. 14) sind bei den Libellen

[1] Ich konnte diesen Nerv nicht bis zu Ende verfolgen.

perlschnurartig und tragen hier und da, bald dichter, bald spärlicher, Knötchen, die sich mit Methylenblau stärker färben als die sie verbindenden Fäserchen. Nach der Fixierung mit pikrinsaurem Ammoniak treten diese Knötchen besonders stark hervor. Sie entsprechen den Stellen, wo die Kerne gelagert sind. Sie sind auch bei den Drüsennerven der Speicheldrüse von *Blatta orientalis* gesehen worden. So schreibt Kupffer (1873): „Zwischen den Fibrillen finden sich namentlich an den Knotenpunkten der Geflechte, aber auch im Verlauf der Zweige Kerne mit sie umgebender, spärlicher, feingekörnter Masse". Die Fäserchen färben sich, im Gegensatz zu den Knötchen, nur schwach mit Methylenblau, so daß man sie nur mit Mühe sehen kann, und sich ihr Verlauf nur durch die aufgereihten, violetten Körner verfolgen läßt. Alles in allem erinnern uns diese Bilder an diejenigen, die man an den Drüsennerven der Speicheldrüse der Wirbeltiere beobachtet hat. Es kann auch als ein Beweis dafür gelten, daß die Speicheldrüse der Libellen den serösen Drüsen der Wirbeltiere sehr nahesteht. Um zu entscheiden, ob die Nerven in den Acinus eintreten und in die Drüsenzellen gelangen oder nicht, dazu genügten meine Präparate nicht.

Abb. 14. Drüsennerven (*O. a.*).

2. Physiologischer Teil.

Bisherige Angaben über die Sekretion bei Insekten.

Es liegt heute eine Reihe von Arbeiten vor, die die histologische Beschaffenheit verschiedener Drüsen der Insekten eingehender untersuchen. Sie sind aber meistens rein beschreibender Natur, und nur wenige sind solche Arbeiten, die die histologischen Veränderungen der Drüsenzellen während der Sekretion genau verfolgen.

E. Holmgren (1895) untersuchte die Versonsche Drüse mancher skandinavischer Macrolepidopterenlarven und konnte ungefähr vier verschiedene Stadien der Drüsenzelle unterscheiden, d. h. 1. den Ruhezustand, 2. Stadium beginnender Sekretion, 3. Stadium zunehmender Sekretion und 4. Stadium, wo die Sekretion ihr Maximum erreicht hat. Er konnte aber leider nicht verfolgen, wie die Drüsenzelle vom letztgenannten Stadium wieder zum ersten zurückkehrt. Im Ruhezustande weist das Protoplasma, das noch keine Granula in sich einschließt, sehr feine intrazelluläre Gänge auf. Diese Gänge sind nach ihm „af stabiler natur, men sakna vägger", sind also ein präformiertes Gebilde. Der Kern enthält eine Menge chromophiler Körner. Die beginnende Sekretion wird dadurch gekennzeichnet, daß das Protoplasma an verschiedenen Stellen Fortsätze in den Kern aussendet. Diese Erscheinung wurde später auch bei anderen Drüsen und sogar bei Sericterien beobachtet, so daß E. Holmgren es für festgestellt hält „att dessa protuberanser utgöra ett af de förste påvisbara tecknen till inträdd verksamhet hos cellen". Mit zunehmender Tätigkeit der Drüse treten in den genannten protoplasmatischen Fortsätzen äußerst feine Kanäle auf, die bald mit den schon oben erwähnten intrazellulären Gängen kommunizieren. Zu gleicher Zeit erfährt der Kern eine chromatolytische Veränderung und verliert seine Färbbarkeit. Wo die Sekretion ihr Maximum erreicht hat, sind die Kanäle völlig mit chromophober Flüssigkeit erfüllt, so daß im extremen Falle das ganze Protoplasma ein schau-

miges Aussehen bekommt. Das letztgenannte Stadium ist für die Versonsche Drüse charakteristisch, und sein Auftreten ist dadurch bedingt, daß diese Drüse (Häutungsdrüse) nicht wie die anderen Drüsen frei nach außen, sondern in den Zwischenraum zwischen der neuen und alten Cuticula ausmündet, so daß das Sekret nicht eher aus den Zellen herausfließen kann, als bis es einen genügenden Druck bekommt. Was uns unter den Beobachtungen Holmgrens am meisten interessiert, ist erstens, daß die beginnende Sekretion stets durch das Auftreten eigenartiger protoplasmatischer Fortsätze gekennzeichnet wird, und zweitens, daß die Drüsenzelle präformierte intrazelluläre Gänge, die das Sekret in sich aufnehmen, um es nach außen zu fördern, besitzt, und drittens, daß die Kernmembran bis zuletzt intakt bleibt und der Kern keine geformte Substanz an das Protoplasma abgibt. Die Sekretgranula färben sich intensiv mit einigen Farbstoffen, das Sekret in den Kanälen und Gängen ist dagegen chromophob. Die Umbildung von Chromophilie in Chromophobie findet also in dem Augenblick statt, wo die Sekretgranula in die Kanäle eintreten. Wenn wir uns der Terminologie Altmanns bedienen, so können wir sagen, die Zellen der Versonschen Drüse seien halb offen und halb geschlossen.

W. Plotnikow (1904) untersuchte unter anderen die Versonsche Drüse der Lepidopterenlarven und gelangte zu dem Ergebnis, daß schon im Anfang des ersten Lebensalters der Seidenraupe Chromatinkörner sich vom Kern der Sekretzelle abtrennen und im Protoplasma zerstreuen. Und jedes Körnchen wird der Ausgangspunkt einer Vacuole. Nach ihm spielt also in dem Sekretionsvorgang der Kern eine überwiegende Rolle, indem er Chromatinkörner an das Protoplasma abgibt, die als die Urform der Vacuolen betrachtet werden können.

In seiner Arbeit über die Kopfdrüsen (glandes céphaliques) der Lepidopteren beschreibt L. Bordas (1909) die histologische Beschaffenheit der Spinndrüse sehr genau, spricht aber von dem Sekretionsvorgang nur wenig. Er schreibt ganz einfach: „La substance visqueuse sécrétée par chaque élément s'accumule, sous forme d'esclaves, soit dans le cytoplasme cellulaire, soit même parfois dans le noyau et traverse ensuite la membrane cuticulaire interne (intima) par un procédé qui tient plutôt, dit Gilson, de la filtration que de la diffusion."

E. Verson (1911) untersuchte die Entwicklungsgeschichte der Sekretzelle der nach ihm genannten Drüse, vom ursprünglichen, nicht differenzierten bis zum völlig ausgebildeten Zustande. Der Kern der Drüsenzelle, der anfänglich dem der anderen Epithelzellen gleicht, wird blasig, und bald treten in ihm eine Menge klumpiger Chromatinstückchen — meist wandständig — auf. Die Vacuolen, die anfänglich an der Peripherie der Zelle entstehen, nehmen allmählich an Größe und Zahl zu, so daß endlich die ganze Rindensubstanz eine mehr schaumige Struktur bekommt. Im Innern der Vacuolen wird sehr oft ein festes, leicht mit Carmin färbbares, unregelmäßig geformtes Körnchen gefunden. Es handelt sich aber nicht um Chromatinkörnchen, sondern nach ihm um Rückstände der Drüsensekrete, welche durch Fixierung und Härtung der Präparate im Innern der Vacuolen lokalisiert werden. Die Vacuolen entstehen somit im Protoplasma. Der Kern wirkt dabei als Erreger des Absonderungsprozesses und dient zugleich — was sehr sonderbar erscheint — als Sammelort der produzierten Flüssigkeit.

P. Schulze (1912) untersuchte wieder die Versonsche Drüse der Lepidopterenlarven und stellte folgendes fest: Vor der Sekretion spaltet sich der Kern in sehr feine Äste, die das Protoplasma nach allen Richtungen hin durchsetzen. Überall entstehen jetzt offenbar unter dem Einfluß des Kerns im Plasma sich mit Hämatoxylin stark färbende große Granula, die sich bald zu basophilen, verflüssigten Sekretvacuolen umbilden. Die Vacuolen fließen dann zusammen und werden nach außen ausgeschieden. Plotnikows Behauptung, daß die Chromatin-

körner sich vom Kern abtrennen und zum Ausgangspunkt der Vacuolen werden, wurde von Schulze nicht bestätigt. Die Vacuolen werden aus Granula gebildet und diese Granula sind von Anfang an im Protoplasma lokalisiert. Die Präparate Plotnikows und Versons, auf welchen sich in den Vacuolen ein blaues Körnchen fand, wurden nach ihm „vielleicht in dem Augenblick konserviert, wo in der Drüsenzelle die Verflüssigung stattfand".

E. Korschelt (1923) gibt im „Gelbrand" eine ausführliche Beschreibung von dem Sekretionsmodus der Prothorakaldrüse von *Dytiscus marginalis*. Diese Drüse unterscheidet sich von der oben erwähnten Versonschen oder Spinndrüse dadurch, daß ihre Sekretzellen je mit einem intrazellulären Gebilde — „Binnenkapsel" genannt — versehen sind. Ihr Sekretionsvorgang nimmt somit auch einen anderen Verlauf. Vor der Sekretion ist das Protoplasma sehr grob und granuliert. Im Protoplasma fallen stark tingierte Körnchen, die Sekrettropfen, auf. Diese Körner nehmen allmählich an Zahl und Größe zu. Ob die Entstehung dieser Körner vornehmlich in der Umgebung des Kerns unter seiner Mitwirkung erfolgt, konnte Caspar leider nicht feststellen. Eine Abgabe geformter Substanz an das Zellplasma zum Zwecke der Sekretbildung, wie von Plotnikow und Elmassian (siehe unten) beobachtet wurde, scheint bei *Dytiscus* nicht vorzukommen. Die Sekretkörner gelangen in die Binnenkapsel und werden darauf durch den Ausführgang nach außen geleitet. In diesem Falle kann man nicht von der Verflüssigung der Sekretkörner im Innern des Zelleibes reden.

Ich kann diesen kurzen Überblick nicht abschließen, ohne die Arbeit von M. Elmassian (1910) über die Speicheldrüsen der Milben zu erwähnen, deren vergleichsweise Heranziehung mir sehr vorteilhaft erscheint.

Die Speicheldrüse der Milben besteht nach ihm aus einem Paar tubulösen und einem Paar acinösen Drüsen. Bei den tubulösen Drüsen geschieht die Sekretion folgendermaßen: Die beginnende Tätigkeit der Zelle wird gekennzeichnet durch die lebhafte Vermehrung der Nucleolen. Die so entstandenen neuen Nucleolen verlassen bald den Kern. Elmassian glaubt aber nicht, wie Ogata, Galeotti und Vigier, daß sich diese Nucleolen direkt in die Sekretionsgranula umwandeln. Er nimmt vielmehr an, daß sie chemisch auf das Cytoplasma einwirken und somit die Sekretion begünstigen. Bald darauf erscheint im Cytoplasma das ergastoplasmatische Gebilde, und wenn dieses wieder vollständig verschwunden ist, dann treten erst die Sekretionsgranula auf. Die Granula enthalten ein oder mehrere basophile Körperchen. Auch bei den acinösen Drüsen ist die Vermehrung der Nucleolen das Vorzeichen herannahender Sekretion[1]. Die neuentstandenen Nucleolen werden aus dem Kern in das Cytoplasma getrieben „non point par la rupture de la membrane nucléaire, mais par la formation de Randwinkelstellung décrite par Albrecht dans les œufs d'*Echinus microtuberculosis*". Die Kernmembran bleibt dabei intakt. Die Veränderung des Kerns während der Sekretion beschränkt sich auf seine Größe und Färbbarkeit. Am Anfang ist der Kern klein und chromophil, am Ende dagegen groß und vollständig entblößt von Chromatinkörnern. Er hat dann ein blasiges Aussehen.

Bisherige Angaben über die Speichelsekretion bei Insekten.

Abgesehen von der Seidensekretion hat die Speichelsekretion der Insekten bisher recht wenige Forscher gefunden[2].

[1] In den acinösen Drüsen kennt man wieder zwei Arten von Zellen, sie sind Mündungszellen (les cellules de l'ouverture alvéolaires) und Funduszellen (les cellules de fonds alvéolaires). Die folgende Beschreibung bezieht sich nur auf die ersteren.

[2] Die Spinndrüse sah man früher als eine besonderen Zwecken dienende und

Kupffer (1875) untersuchte die Speicheldrüse der *Blatta orientalis* und kam zu folgenden bemerkenswerten Resultaten: Die Zellen der Endläppchen der Speicheldrüse sind in zwei Kategorien zu scheiden, in die peripheren, unmittelbar unter der Membrana propria gelegenen Zellen, und in die zentralen Zellen, die das Innere der Endläppchen ausfüllen. In jeder peripheren Zelle befindet sich, zentral gelegen, eine birnenförmige oder besser retortenförmige Kapsel, die den zentralen fehlt. Die Kapseln bestehen nicht aus Chitin, wie die feinen Röhrchen, in die sie übergehen, sondern schließen sich ihrer chemischen Konstitution nach den Eiweißkörpern an. Wie die Sekretion vor sich geht, darüber spricht Kupffer gar nicht.

A. Knüppel (1886) fing seine Untersuchung über die Speicheldrüsen mit demselben Insekt an und bestätigte vollauf die obige Behauptung Kupffers. Auch er fand zwei Zellarten. Er meint, die peripheren Zellen, die er als „adelomorphe" bezeichnet, seien Ersatzzellen, und die zentralen, die er als „delomorphe" bezeichnet, die sezernierenden Elemente. Er faßt somit die beiden Zellarten unter Berücksichtigung der mit Drüsenzellen von Wirbeltieren gewonnenen Resultate als zwei physiologische Zustände ein und derselben Zelle auf. „Vor der Hand genügt mir", schreibt er, „die Existenz zweier, durch ihr histologisches Detail verschiedener Bilder an den Endläppchen der Speicheldrüse von *Blatta orientalis* nachgewiesen und diese beiden Bilder als den Ausdruck zweier bestimmter, physiologischer Zustände aufgefaßt zu haben."

Nach B. Hofer (1887) sollen diese Bilder zwei grundverschiedene Zellarten darstellen. Die zentralen Zellen, die allein an der Sekretion teilnehmen, sind im Ruhezustande völlig mit Granula erfüllt, die sich bei eintretender Sekretion unter Vacuolenbildung im Plasma der Zelle selbst auflösen. Die peripheren Zellen sind dagegen nicht imstande, selbst zu sezernieren, und dienen nur dazu, das in den zentralen Zellen ausgebildete Sekret aufzunehmen und nach außen zu leiten. Die retortenförmige Kapsel ist ein diesen Zwecken entsprechend geformtes, intrazelluläres Gebilde.

E. Fauré-Frémiet (1910) bearbeitete die Speicheldrüse der Hydrocoriden und fand drei ihrer histologischen Beschaffenheit nach verschiedene Drüsenarten. Sie sind „la glande lipocrine", „la glande rhagiocrine cyanophile" und „la glande rhagiocrine érythrophile". Über den Sekretionsvorgang spricht er nur einige Worte. Er sagt, daß das in den Vacuolen enthaltene Sekretionsprodukt durch „des cellules fusiformes" (kleine, die sezernierenden Zellen von innen bedeckende Zellen) in das Lumen des Ausführganges ausgeschieden wird.

M. Parat und J. Painlevé (1924) untersuchten die Speicheldrüse der Larve von *Chirinomus* und kamen zu folgenden Resultaten: Das Protoplasma der Drüsenzelle besteht aus zwei morphologischen Elementen, d. h. Chondriomen (die Lipoidalphase) und Vacuomen (die wässerige Phase). Der sogenannte „apparato reticolare interno" von Golgi oder das „Trophospongium" von Holmgren ist eigentlich kein selbständiges Gebilde, sondern echte Artefakte und als deformierte Vacuomen zu betrachten. Die Sekretionsgranula entstehen in den Vacuomen anscheinend ganz unabhängig von Chondriomen und Kern. Sie nehmen allmählich an Größe zu, fließen dann zusammen und werden schließlich nach außen geleitet. Dieser Vorgang wurde von den Autoren sowohl an den Schnittbildern als auch an den lebenden Drüsen genau verfolgt.

---

dementsprechend umgebildete Speicheldrüse an. Die neueren Autoren glauben dagegen, daß sie sich vielmehr direkt aus Nephridialorganen oder Coxaldrüsen unter Veränderung ihrer Funktion herausgebildet hat. So habe ich auch die Sekretion der Spinndrüsen im vorangehenden Abschnitt, d. h. getrennt von den Speicheldrüsen, behandelt.

Ergebnisse meiner Untersuchung.

Um möglichst verschiedene Sekretionsstadien zu erhalten, bediente ich mich der Fütterungsmethode. Durch Fütterung wird nicht direkt auf die Speicheldrüse eingewirkt. Aber man kann sich vorstellen, daß das Tier bestrebt sein wird, durch gesteigerte Tätigkeit der Drüse das Reservoir, dessen Inhalt bei der Fütterung mehr oder weniger verbraucht wird, wieder aufzufüllen. Die Drüsen wurden $^1/_2$, 1, $1^1/_2$, 2, 3, 4, 5 Stunden nach der Fütterung konserviert.

Das Wort „Sekretion" wird je nach den Autoren in etwas verschiedenem Sinne gebraucht. Die einen verstehen darunter die Granulabildung und stellen ihr gegenüber die Sekretausscheidung, die sie Exkretion nennen (vgl. Traité d'Histologie par A. Prenant, P. Bouin et L. Maillard). Die anderen bezeichnen die Sekretausscheidung einfach als Sekretion. Ich gebrauche hier das Wort im zweiten Sinne.

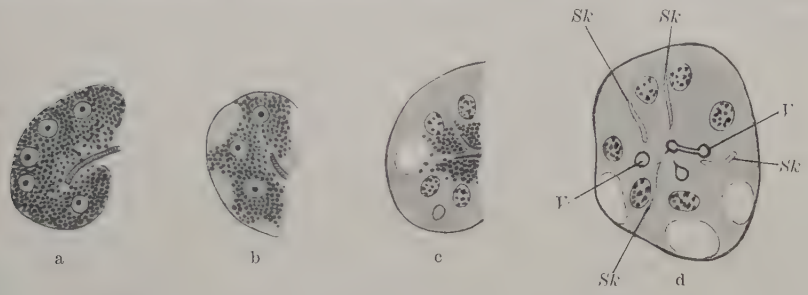


Abb. 15. a Speicheldrüsenzellen (*S.D.*). Der Ruhezustand. b Das zweite Stadium. c Das dritte Stadium. d Das vierte Stadium. *Sk* Sekretkapillaren, *V* Vacuolen. Zeiss II × Imm. 1,8 mm.

Die Lösung solcher histologischer Fragen, wie die Granula in der Zelle entstehen und welche Rolle der Kern dabei spielt, behalte ich mir für eine spätere Arbeit vor.

Man kann den ganzen Ablauf der Sekretion ungefähr in vier Stadien einteilen.

1. Das erste Stadium oder der Ruhezustand (Abb. 15a).

Der ganze Drüsenacinus ist mit basophilen Granula erfüllt. Die Grenze zwischen den einzelnen Zellen ist nicht klar. Ein kleiner, sich mit Säurefarbstoffen diffus färbender Kern liegt in der Basalpartie der Zelle (d. h. an der Peripherie des Acinus). Er ist rundlich und enthält ein ebenfalls rundliches Kernkörperchen.

2. Das zweite Stadium oder das Stadium beginender Sekretion (Abb. 15b).

An der Peripherie des Acinus sieht man den granulafreien Raum. Er ist durch Verflüssigung der Granula entstanden. Im mittleren bis distalen Teil der Zelle bleiben die Granula noch sehr reichlich. Der Kern liegt jetzt ungefähr in der Mitte der Zelle, weist aber noch keine Veränderung auf (5 Minuten bis 1 Stunde).

3. Das dritte Stadium oder das Stadium zunehmender Sekretion (Abb. 15c).

Die Granula sind schon fast vollständig verschwunden. Vereinzelt sieht man im Zellplasma die Vacuolen. Der Kern ist jetzt groß und elliptisch und liegt im mittleren Teil der Zelle. Er ist blasig und enthält viele wandständige Chromatinkörner. Das Kernkörperchen ist nicht immer deutlich (1—4 Stunden).

4. Das vierte Stadium oder das Stadium gleich nach der vollzogenen Sekretion (Abb. 15d).

Nach vollzogener Sekretion ist die Grenze zwischen den einzelnen Drüsenzellen deutlicher als zuvor. Das Protoplasma hat sich scheinbar vermehrt. Der Kern ist elliptisch und blasig und etwa in der Mitte der Zelle gelegen. Zwischen zwei benachbarten Zellen findet man hier und da die Sekretkapillaren (Abb. 15d, *Sk*), wie von A. Maximow (1901) an den Speicheldrüsen des Hundes gefunden worden ist. Sie erreichen aber nicht die Membrana propria. Beachtenswert ist eine kleine Vacuole an dem distalen Ende der Zelle. Sie ist klein und kommuniziert mit der Zentralhöhle des Acinus (d. h. die Endverzweigung des Ausführganges) durch ein feines, intrazelluläres Kanälchen. Ihre Größe und Lage sind bei allen Zellen in einem Acinus gleich, so daß man sie leicht mit einem präformierten Gebilde verwechseln würde. Durch diese Vacuole bekommt nun die Zelle ein ganz anderes Aussehen als im Ruhezustande. Niemand, soweit er nicht selbst die stufenweise Veränderung der Zelle verfolgt hat, könnte erraten, daß sie dieselbe Zelle ist, die vor der Sekretion so vollständig mit Granula erfüllt war. Ein ähnliches Bild wurde von L. Bordas an den Speicheldrüsen von *Decticus verrucivorus* (Orthoptera) gesehen und gezeichnet.

Über die Sekretbildung sei hier nur folgendes bemerkt:

Daß die Speicheldrüsenzellen der nicht gefütterten Tiere nicht immer im Ruhezustande sind, ist selbstverständlich. Sie können im zweiten, dritten oder vierten Stadium sein. Ich fand bei ihnen noch ein anderes Stadium, das keinem der vier oben geschilderten Stadien entspricht. Das Protoplasma der Zelle ist retikulär und enthält äußerst feine Sekrettropfen. Der Kern ist blasig. Die Chromatinkörner sind bald wandständig, bald zusammengedrängt.

Aus diesen und ähnlichen Einzelbildern kann man sich die Veränderung der Zelle nach der Sekretion etwa folgendermaßen vorstellen. Der Kern wird wieder kleiner und gleichzeitig verändert er seine physikalischen Eigenschaften, so daß, wenn er fixiert wird, die Chromatinkörner nicht mehr wandständig, sondern mehr zusammengeballt erscheinen. Im Cytoplasma entstehen überall äußerst feine Sekrettropfen, die sich später zu den Granula umwandeln. Die ganze Zelle kehrt auf diese Weise zum Ruhestadium zurück.

Die Speicheldrüse der Libellen ist also in ihrem Sekretionsmodus etwas verschieden von den anderen, bis jetzt untersuchten Insektendrüsen (z. B. Versonsche Drüse oder Spinndrüse). Die verzweigten Kerne, die für die Insektendrüsen so charakteristisch sind, scheinen bei ihr nicht vorzukommen. Dagegen ist ihre Ähnlichkeit mit den serösen Drüsen der Wirbeltiere sehr auffallend. Der Kern ändert mit der Sekretion seine Größe, Gestalt, Lage und Färbbarkeit. Dieselbe Veränderung des Kerns ist schon längst von Heidenhain, Krause, Müller, Reichel, Kolossow u. a. an den Wirbeltierdrüsen konstatiert worden. Die Erscheinung, daß die Verflüssigung der Granula erstens an der Basalpartie der Zelle geschieht und dann allmählich dem freien Ende zu fortschreitet, ist auch für die Wirbeltierdrüse nicht unbekannt. Wenn man bedenkt, daß die Speicheldrüse der Libellen denselben Drüsennerv besitzt wie die Speicheldrüse der Wirbeltiere, und daß das Pilocarpin, wie man später sehen wird, auf sie in ganz gleicher Weise einwirkt wie auf die serösen Drüsen der Wirbeltiere, so wird der folgende Schluß sicher nicht zu voreilig sein: *Die Speicheldrüse der Libellen ist sowohl morphologisch als auch physiologisch den serösen Drüsen der Wirbeltiere gleich.*

Einwirkung von Hunger auf die Speichelsekretion.

Um die Wirkung des Hungers auf die Speichelsekretion festzustellen, hielt ich einige Tiere mehr als fünfunddreißig Stunden in einem Käfig (ohne Futter) und untersuchte dann deren Speicheldrüse. Die Schnittbilder zeigen uns, daß die Drüsenzellen völlig mit Granula gefüllt sind. Diese Granula bieten aber keine Besonderheiten an Größe oder Gestalt. Auch der Kern ist normal. Er ist an der Basalpartie der Zelle gelegen und rundlich. Die gesamten Bilder entsprechen also vollständig denjenigen des Ruhezustandes. Daraus ergibt sich, daß der Hunger keine nennenswerte Veränderung in der Speicheldrüse hervorrufen kann.

Einwirkung von Pilocarpin auf die Speichelsekretion.

Daß das Pilocarpin bei den Wirbeltieren sekretionsfördernd wirkt, ist schon längst bekannt. Die Frage, ob das gleiche auch für die Wirbellosen gilt, ist aber bis heute fast offen geblieben[1].

Ich injizierte eine kleine Dosis von der 2%igen wässerigen Lösung von Pilocarpinum hydrochloricum in die Leibeshöhle. Das somit pilocarpinisierte Tier wurde nach einer Stunde narkotisiert und die ihm entnommene Drüse wurde mikroskopisch untersucht. Sehr auffallend sind eine Anzahl großer Vacuolen, die den mittleren und proximalen Teil der Zelle einnehmen (Abb. 16). Das Protoplasma ist teils nach der

[1] Unter wenigen diesbezüglichen Untersuchungen kann ich hier z. B. die von D. Patrick über die Einwirkung von Pilocarpin auf die Drüsen von *Ligia* erwähnen.

Peripherie des Acinus gedrängt, teils zwischen den einzelnen Vacuolen brückenartig geblieben. Dieses Protoplasma selbst ist von kleineren Vacuolen durchsetzt. Alle großen Vacuolen sind achromatisch, einige kleinere, im Protoplasma eingeschlossene Vacuolen dagegen färben sich rot mit Eosin. Der Kern liegt in der Protoplasmabrücke, seine Lage ist aber nicht so streng bestimmt. Er befindet sich bald dicht an der Peripherie des Acinus, bald mehr nach innen. Er ist elliptisch (nicht rundlich) und enthält viele wandständige Chromatinkörner und ein mit Eosin rot gefärbtes Kernkörperchen (Abb. 17). Das gesamte Bild sagt uns, daß eine sehr intensive Sekretion in der Zelle stattgefunden hat. Die Drüsenzellen des pilocarpinisierten Tieres unterscheiden sich von denen des normalen Tieres durch die viel ausgiebigere Vacuolenbildung und die bedeutende Größe der einzelnen Vacuolen. Das ist auch der Fall bei den Wirbeltieren, wie Biedermann an der Schleimdrüse der Katze, Maximow an der Speicheldrüse des Hundes und Noll an der Tränendrüse der Katze nachgewiesen haben. Nach Maximow (1901) nehmen die Vacuolen den zentralen Abschnitt des Acinus ein, was mit unseren Ergebnissen ganz übereinstimmt.

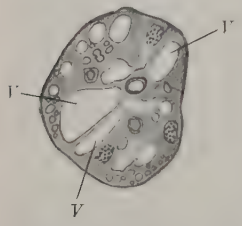


Abb. 16. Speicheldrüsenzellen eines pilocarpinisierten Tieres (*S.D.*). *V* Vacuolen. Zeiss II × Imm. 1,8 mm.

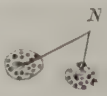


Abb. 17. Kern der Speicheldrüsenzellen eines pilocarpinisierten Tieres (*S.D.*). *N* Kernkörperchen. Zeiss II × Imm. 1,8 mm.

Physiologisch sehr interessant ist die spezifische Wirkung des Pilocarpins auf die Kaubewegung. Gleich nach der Pilocarpininjektion beginnt diese Kaubewegung, die ohne Unterbrechung 2 Stunden lang dauern kann. Es scheint mir, daß diese Wirkung von Pilocarpin (z. B. mit Zeitlupe kombiniert) in der Erforschung des Bewegungsmechanismus der Insekten öfters Anwendung finden kann.

3. Eine neue Auffassung über die Beziehung zwischen den acinösen und tubulösen Speicheldrüsen der Insekten.

Die Eigentümlichkeit des Speicheldrüsensystems der Libellen liegt darin, daß das Reservoir im Ausführgang eingeschaltet ist. Die Drüse gleicht in histologischer Hinsicht mehr den serösen Drüsen der Wirbeltiere als den anderen Insektendrüsen. Das Reservoir dient nicht allein zur Aufbewahrung des Sekrets, es ist selbst auch eine Drüse.

Im folgenden werde ich die Speicheldrüse und das Speichelreservoir der Libellen mit denjenigen der anderen Insekten vergleichen und versuchen, die Homologie der Teile der Speichel- bzw. Spinndrüse der Insekten zu begründen. Eine ausführliche Darstellung behalte ich mir für eine künftige Arbeit vor. Hier werden nur Orthopteren, Hemipteren

Lepidopteren und Dipteren verglichen werden. Die anderen Ordnungen, z. B. Hymenopteren, lasse ich an dieser Stelle außer Betracht.

Orthoptera (Abb. 18b, c).

Bei allen Orthopteren sind paarige Speicheldrüsen vorhanden. Sie sind acinös. Eine größere Speichelmenge sammelt sich für den gelegentlichen Gebrauch in einem ziemlich umfangreichen, sackförmigen Reservoir, welches bald an dem Ausführgang hängt, bald ganz fehlt. Das

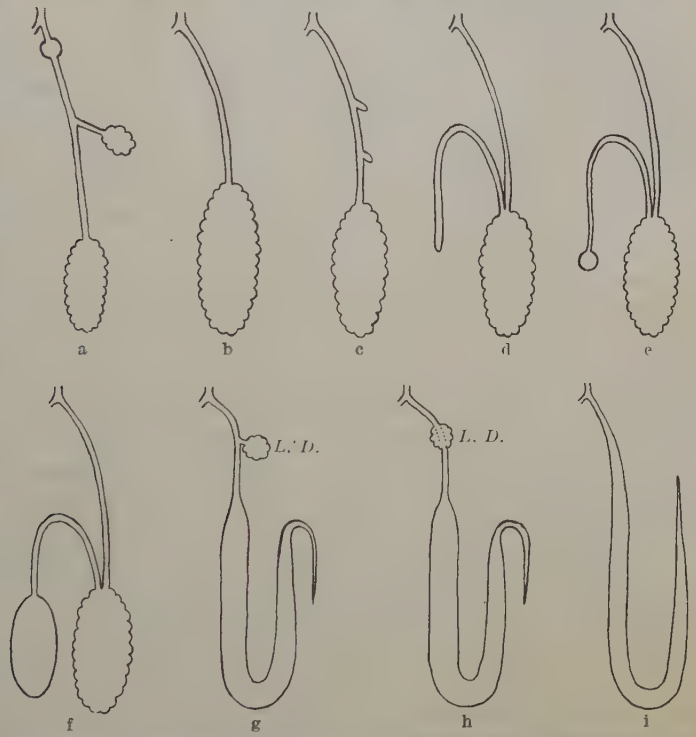


Abb. 18. Speicheldrüse verschiedener Insektenordnungen (schematisch). a Paraneuropteren, b und c Orthopteren, d, e und f Hemipteren, g und h Lepidopteren (Spinndrüse), i Dipteren. *L. D.* LYONETsche Drüse.

Reservoir hat denselben Bau wie das der Libellen. Es braucht nicht viel gesagt zu werden, um zu beweisen, daß die Speicheldrüse und das Speichelreservoir der Orthopteren mit den gleichnamigen Organen der Libellen homolog sind.

Hemiptera (Abb. 18d, e, f).

Bei den Hemipteren besteht das Speicheldrüsensystem aus einem Paar acinöser Drüsen und einem Paar Ausführgängen. Das Speichelreservoir ist vorhanden oder fehlt. Nach KNÜPPEL (1886) bestehen die Lappen der Speicheldrüse von *Pyrrhocoris apterus* aus einer Membrana

propria, einer Lage von Drüsenzellen und einer strukturlosen Intima. Aus der Speicheldrüse treten zwei Gänge (Abb. 18d). Der stärkere Gang ist der eigentliche Ausführgang, der schwächere endet nach mannigfachen Windungen blind im Thorax. Die histologische Beschaffenheit ist bei beiden Gängen gleich. Sie bestehen aus einer Basalmembran, einer Lage von großen, polyedrischen Zellen und einer mit Poren regelmäßigerweise durchsetzten Intima. Die Epidermiszellen sind zweikernig, der Kern ist vielgestaltig durch seine Fortsätze. Da das örtliche Verhältnis der Membrana propria zur Intima kein festes ist, so schließt Knüppel daraus, daß die beiden Gänge sekretorische Funktion besitzen. Er schreibt: „Erstens sind die Zellkomplexe nicht so fest ineinandergefügt wie das Zylinderepithel des Ausführganges von *Blatta orientalis*, dann liegt infolgedessen die Intima nicht immer in der Mitte des Raumes, welcher von der Membrana propria umschlossen wird. Diese Umstände im Verein mit dem Bau der Zellen nötigen uns zu der Ansicht, daß diese auch sekretorische Funktionen besitzen. Daß dabei die Poren der Intima eine Rolle spielen, ist wohl als sicher anzunehmen". Bei *Capsus griseus* mündet der im Thorax endigende Speichelgang in ein Bläschen, das mit feinen, aber großkernigen Epithelzellen ausgekleidet ist (Abb. 18e). Das Bläschen ist das Reservoir in statu nascendi. Bei Hydrocoriden ist der blind endigende Speichelgang zu einem wirklichen Reservoir umgebildet (Abb. 18f). Die Speicheldrüse der Hydrocoriden gehört, wenn ich die Beschreibung von Fauré-Frémiet richtig verstehe, zu den „ghiandole pluricellulari composte" (nach Berlese), denn das Sekret wird nicht direkt, sondern durch besondere „cellules fusiformes" nach dem Ausführgang geleitet. Die einzelnen Drüsenzellen weichen von denen der Libellen oder Orthopteren nicht wesentlich ab. Die Wand des Reservoirs besteht aus großen, polyedrischen Zellen, die je zwei Kerne besitzen. Die Chitinintima ist mit vielen minutiösen Poren durchsetzt, sodaß sie auf Querschnitten als eine „bordure en brosse" erscheint. Auch die Existenz der intrazellulären Tracheen ist von Fauré-Frémiet konstatiert worden. Im Zellplasma sind Basalchondriochonten und Mitochondrien vorhanden. Alle diese Umstände veranlaßten Fauré-Frémiet, das Reservoir der Hydrocoriden als eine Drüse anzusehen. Der Schluß ist, daß die Speicheldrüse und das Reservoir der Hemipteren mit denen der Libellen homolog sind.

Lepidoptera (Abb. 18g, h).

Bekanntlich besitzen die Lepidopterenlarven ein Paar Spinndrüsen[1]. Sie sind lang und schlauchförmig, meist gewunden. Ihre Wand besteht aus einer Membrana propria, einer Lage der Drüsenzellen mit verzweigten Kernen und einer Intima. Die Grenze zwischen den einzelnen

[1] Auch die Imagines der Lepidopteren besitzen zwei Speicheldrüsen, sie sind aber weniger erforscht als die Spinndrüse.

Zellen ist verschwunden. So bilden die Zellen zusammen ein Synzytium. Das Zellplasma ist dicht und fein granulös und von der Oberfläche zur Basis von parallelen Fäden durchzogen, welche netzartig miteinander verbunden sind. Hier und da findet man den protoplasmafreien Raum, wie ich an dem Reservoir der Libellen gefunden habe. Die fein retikuläre Intima ist verhältnismäßig dick. Am vorderen Teil der Drüse, der als Ausführgang der von dem mittleren und hinteren Teil sezernierten Seide dient, sind die Kerne rundlich und nicht verzweigt. Da man in einer Drüse alle Übergangsformen zwischen den runden und verzweigten Kernen finden kann, so ist wohl anzunehmen, daß das Verzweigtsein des Kerns nicht auf eine Grundverschiedenheit der Zelle hindeutet, sondern nur eine Anpassungserscheinung ist, um die Begrenzungsfläche des Kerns mit dem Zellplasma möglichst zu vergrößern und somit die Sekretion zu begünstigen. Wer diese Schilderung sorgfältig gelesen hat, wird gleich bemerken, wie die Spinndrüse der Lepidopterenlarven im Hinblick auf ihre Histologie dem Speichelreservoir der Libellen oder Hemipteren ähnlich ist, ich möchte fast sagen, daß die beiden homolog sind. Für diese Auffassung spricht ferner die Tatsache, daß es kein besonderes Speichelreservoir gibt, sondern die Drüse die sezernierte Seide in sich selbst aufbewahrt.

Ich habe somit die Spinndrüse mit dem Reservoir der Libellen homologisiert. Wo ist denn die eigentliche Speicheldrüse? Wir müssen hier die Lyonetsche Drüse (auch de Filippische Drüse genannt) nicht übersehen (*LD* in Abb. 18g und h). Ihr Bau und ihre Funktion sind schon lange ein Rätsel für die Entomologen gewesen. De Filippi, der zum erstenmal diese Drüse einer genauen Untersuchung unterwarf, schilderte sie als acinös. Auch Helm vertritt dieselbe Meinung. Gilson und Bordas sahen in ihr überhaupt keine Drüse, sondern eine bloße Gruppierung von Zellen besonderer Art (des cellules calciformes). Nach dem letztgenannten Forscher sind ihre sekretführenden Hohlräume Vacuolen, d. h. intrazelluläre Hohlräume. Deegener, sich an Bordas anschließend, schreibt in Schröders Handbuch der Entomologie, daß die Drüse „weder acinös noch tubulös" ist. Auch über die Funktion dieser Anhangsdrüse geht die Meinung der Autoren recht auseinander. Tichomiroff glaubte, daß sie kein selbständiges Organ, sondern ein äußerst reduziertes, zweites Spinndrüsenpaar darstellen soll. Bordas hält es für sehr wahrscheinlich, daß die Drüse entweder eine beide Seidenfäden miteinander verklebende Flüssigkeit sezerniert oder aber durch ihr Sekret die Erhärtung der flüssigen Seide bewirkt. Verson erklärte sie als eine Art Exuvialdrüse. Für mich ist diese rätselhafte Anhangsdrüse nichts anderes als die degenerierte Speicheldrüse; schon ihre Lage spricht dafür. (Man vergleiche Abb. 18f mit Abb. 18g). Ich komme somit zu der alten Auffassung Tichomiroffs zurück, mit dem

Unterschiede, daß die degenerierte Drüse nicht Spinn-, wie es Tichomiroff annimmt, sondern Speicheldrüse ist.

Auch unter den Lepidopteren ist die Lyonetsche Drüse nicht in gleichem Maße entwickelt. Bei manchen ist sie so weit degeneriert, daß sie äußerlich nicht mehr als ein selbständiges Organ, sondern als ein erweiterter Teil des Ausführganges erscheint (Abb. 18h). Die verschiedenen Meinungen der Autoren in bezug auf die Struktur dieser Drüse stammen vielleicht daher, daß die Drüse im Gang der Degeneration ist und somit kein klares Bild ihrer Struktur zeigt.

Diptera (Abb. 18i).

Aus den Dipteren nehme ich hier als Beispiel *Chironomus* und *Musca*. Die wohlbekannte Larve von *Chironomus* hat ein Paar einfache, tubulöse Speicheldrüsen[1]. Es gibt kein Reservoir. Auf Querschnitten sieht man, daß die Drüsenepithelzellen hoch in die Zentralhöhle des Schlauches hineinragen. Der große Kern liegt stets am distalen, d. h. hineinragenden Teil der Zelle. Auf die eigentümliche Struktur des Kerns brauche ich hier nicht einzugehen. Die histologische Ähnlichkeit dieser Drüse mit dem Reservoir der Libellen oder mit der Spinndrüse der Lepidopterenlarven heißt uns, sie alle als homolog zu betrachten. *Musca* hat ebenfalls ein Paar tubulöse Drüsen. Es gibt noch ein Paar Drüsen im Rüssel, die man gewöhnlich auch Speicheldrüsen nennt, sie sind aber mit der Lebensweise der Fliege neu erworbene Organe und bieten. phylogenetisch betrachtet, geringes Interesse. Auch Muscidenlarven besitzen, wie Imagines, ein Paar tubulöser Speicheldrüsen. Ihre Wand besteht aus polygonalen Zellen. Der große Kern wölbt natürlich die Mitte der Zelle nach innen empor. Auch die intrazellulären Tracheolen sind, wie wir schon oben bei dem Reservoir der Hemipteren und bei der Spinndrüse der Lepidopterenlarven kennengelernt haben, von Kupffer konstatiert worden. Die Muscidenimagines und -larven besitzen kein Speichelreservoir. Aus dem Gesagten schließe ich, daß die Speicheldrüse der Dipteren mit dem Reservoir der Libellen gleichwertig ist.

Zusammenfassend kann man sagen: Die sogenannte Speicheldrüse der Insekten ist in zwei Typen zu teilen.

1. Die Speicheldrüsen der Libellen (Paraneuropteren), Orthopteren und Hemipteren gehören zum ersten Typus. Sie sind acinös. Ihr Bau und Sekretionsmodus gleichen denen der serösen Drüsen der Wirbeltiere. Sie bekommen keine nennenswerten Tracheen. Intrazelluläre Tracheolen sind nicht vorhanden. Jeder Acinus bekommt wenigstens einen Drüsennerv. Die Veränderung des Kerns bei der Sekretion beschränkt sich hauptsächlich auf seine Größe, Lage und Färbbarkeit. Das Speichelreservoir ist vorhanden, kann aber auch fehlen.

[1] Die ausgebildete Drüse kann nicht einfach tubulös genannt werden. Sie entsteht aber als ein einfacher Beutel.

2. Die Speicheldrüsen der Dipteren und die Spinndrüse der Lepidopterenlarven gehören zum zweiten Typus. Sie sind tubulös. Ihr Bau und Sekretionsmodus gleichen denen der Häutungsdrüse der Insekten und haben vieles Eigentümliche an sich. Sie sind von den Tracheen reichlich versorgt. Intrazelluläre Tracheolen sind vorhanden. Bei der Sekretion ändert der Kern nicht nur seine Größe und Färbbarkeit, sondern auch seine Gestalt, er sendet nämlich viele Fortsätze an das Zellplasma. Das Protoplasma ist radiär gestreift, die Membrana propria ist mit minutiösen Poren durchsetzt. Das Speichelreservoir ist nicht vorhanden.

Wie schon oben erwähnt, gleicht das Reservoir der Paraneuropteren oder Hemipteren, histologisch betrachtet, der Drüse des zweiten Typus vollständig. Es ist kein einfaches Reservoir, sondern zugleich eine Drüse (histologische Übereinstimmung). Denkt man etwa, daß bei der Drüse *f* in Abb. 18 das Reservoir sich weiter entwickelt und die Speicheldrüse verkümmert, dann bekommt man die Drüse (die Spinndrüse) *g* in Abb. 18 (topographische Übereinstimmung). Auch die Tatsache, daß die Insekten, deren Speicheldrüse zum zweiten Typus gehört, kein Speichelreservoir besitzen, kommt hier in Betracht. Bei solchen Insekten dient die Speicheldrüse zugleich als Reservoir.

Das Reservoir hat nun vieles gemeinsam mit dem Ausführgang. Bei den Hemipteren kann der ganze Ausführgang die sekretorische Fähigkeit besitzen, wie es Knüppel aus seinen histologischen Befunden geschlossen hat. Beim Reservoir sowohl als auch beim Ausführgang sind die Epithelzellen hexagonal und sehr oft zweikernig (histologische Übereinstimmung). Bei den Libellen ist es ein erweiterter Teil des Ausführganges (Abb. 18a). Bei den Mantiden ist es eine Verästelung des letzteren (Abbild. 18c) (topographische Übereinstimmung).

Auf Grund aller dieser Umstände möchte ich folgende Hypothese aufstellen: „Die Speicheldrüse der Dipteren und die Spinndrüse der Lepidopterenlarven sind histologisch gleichwertig mit dem Speichelreservoir der Paraneuropteren, Orthopteren und Hemipteren."

„Das Speichelreservoir der Paraneuropteren, Orthopteren und Hemipteren hat sich aus dem Ausführgang unter zunehmender sekretorischer Fähigkeit herausgebildet."

Damit möchte ich keineswegs behaupten, daß die Speicheldrüse der Dipteren oder Spinndrüse der Lepidopteren einmal Reservoir gewesen ist, was nur eine Möglichkeit ist. Die andere Eventualität ist, daß sie, Speichelreservoir einerseits und Speichel- und Spinndrüse andererseits, beide voneinander unabhängig aus dem Ausführgang entstanden sind. Die eigentliche Speicheldrüse, wie wir sie bei den Paraneuropteren usw. sehen, bleibt bei den Lepidopterenlarven als Lyonetsche Drüse, bei den Dipteren ist sie sogar völlig verschwunden. Da die anatomischen

und paläontologischen Daten uns lehren, daß die Paraneuropteren und Orthopteren die niedrigen und die Lepidopteren und Dipteren die hochspezialisierten Formen darstellen, so kann man sich vorstellen, daß die Entwicklung der Speicheldrüse im Insektenreich vom ersten zum zweiten Typus hin geschehen ist.

Früher sah man die Spinndrüsen als umgewandelte Speicheldrüsen an, aber heute betrachtet man sie eher als die umgebildeten Nephridialorgane oder Coxaldrüsen. A. Lang ist der Ansicht, daß die Spinndrüsen den *Peripatus*-Coxaldrüsen homolog, die Speicheldrüsen aus umgewandelten Nephridien hervorgegangen sind. Meine Untersuchung bringt die Spinndrüse wieder mit der Speicheldrüse der Dipteren in Verbindung. Woher diese stammt, hängt mit der Frage nach dem Ursprung des Ausführganges der Libellen (und auch der Orthopteren und Hemipteren) zusammen.

Den endgültigen Beweis für die Richtigkeit meiner obigen Auffassung zu führen und die stufenweise Entwicklung von dem allereinfachsten Reservoir der Libellen, das nichts anderes als ein erweiterter Teil des Ausfürganges ist, zu der vollentwickelten Spinndrüse der der Menschheit so unendlich nützlichen Seidenraupe zu zeigen, soll einer späteren Untersuchung vorbehalten bleiben.

Zusammenfassung.

In dieser Arbeit wurde die Speicheldrüse von *Orthetrum albistylum speciosum* Uhler und *Sympetrum Darwinianum* Selys. sowohl morphologisch als auch physiologisch untersucht, unter gleichzeitiger Entwicklung einer neuen Ansicht über die Beziehungen zwischen den acinösen und tubulösen Speicheldrüsen der Insekten. Auch einige andere Arten wurden vergleichsweise in die Untersuchung einbezogen.

I. Morphologischer Teil.

1. Das ganze Speicheldrüsensystem teilt sich in die Ober- und Unterschlundlappen. Die Oberschlundlappen liegen oberhalb des Ösophagus und bilden mit dem benachbarten Fettgewebe eine kompakte Masse. Die Aorta läuft mitten durch diese Masse. Die Unterschlundlappen befinden sich unterhalb des Ösophagus auf den ersten Thorakalganglien. Der Drüsenacinus der beiden Lappen besteht aus einer Basalmembran, einer Lage von Drüsenzellen und einer Intima.

2. Ausführgang und Reservoir sind paarig vorhanden. Die Wand des Reservoirs besteht aus großen hexagonalen Zellen, die je zwei Kerne besitzen. Die poröse Chitinintima, die nach innen vorspringenden Epidermiszellen, die radiäre Streifung des Zellplasmas und die Vielgestaltigkeit des Kerns nötigen uns zu der Ansicht, daß das Reservoir sekretorische Funktion besitzt. Das Reservoir ist mit Tracheen umsponnen, die sich schließlich zu einer Anzahl Tracheolen auflösen.

3. An der Ausmündungsstelle des Ausführganges fand ich eine Einrichtung, die ihrer Funktion gemäß wohl Speichelspritze genannt werden kann.

4. Das paarige sympathische Nervensystem besteht aus zwei Paar Ganglien. Die Speicheldrüse empfängt ihren Nerv (= Speicheldrüsennerv) aus dem zweiten Paar (auch Tracheenganglien genannt).

5. Jeder Acinus der Drüsenlappen bekommt wenigstens einen Drüsennerv. Er ist perlschnurartig, ganz wie der Drüsennerv der Speicheldrüse der Wirbeltiere.

II. Physiologischer Teil.

1. Um möglichst verschiedene Sekretionsstadien zu erhalten, bediente ich mich der Fütterungsmethode. Die Drüsen wurden $^1/_2$, 1, $1^1/_2$, 2, 3, 4, 5 Stunden nach der Fütterung dem Tiere entnommen und konserviert.

2. Man kann den ganzen Ablauf der Sekretion ungefähr in vier Stadien einteilen:

a) Den Ruhezustand: Die Zellen sind mit basophilen Granula erfüllt. Der runde Kern liegt in der Basalpartie der Zelle.

b) Das Stadium beginnender Sekretion: An der Peripherie des Acinus sieht man den granulafreien Raum, der durch Verflüssigung der Granula entstanden ist. Der Kern liegt jetzt in der Mitte der Zelle.

c) Das Stadium zunehmender Sekretion: Die Granula sind fast vollständig verschwunden. Der Kern ist groß und elliptisch und enthält viele wandständige Chromatinkörner.

d) Das Stadium gleich nach der vollzogenen Sekretion: Die Granula sind vollständig verschwunden. Man sieht Sekretkapillaren. Der Kern ist noch elliptisch und enthält wandständige Chromatinkörner. Jede Zelle hat an ihrem freien Ende ein kleine Vacuole, die mit der Zentralhöhle des Acinus durch ein feines, intrazelluläres Kanälchen kommuniziert.

3. Die Speicheldrüse der Libellen ist also in ihrem Sekretionsmodus mehr den serösen Drüsen der Wirbeltiere gleich.

4. Hunger kann in der Speicheldrüse keine nennenswerte Veränderung hervorrufen.

5. Nach der Pilocarpininjektion findet in der Speicheldrüse eine intensive Sekretion statt. Sehr interessant ist die Wirkung von Pilocarpin auf die Kaubewegung. Gleich nach der Injektion beginnt diese Kaubewegung, die ohne Unterbrechung zwei Stunden lang dauern kann.

III. Neue Auffassung über die Beziehung zwischen den acinösen und tubulösen Speicheldrüsen der Insekten.

1. Die sogenannte Speicheldrüse einschließlich Spinndrüse ist in zwei Typen zu teilen, in die acinöse und die tubulöse Drüse.

2. Die acinöse Drüse gleicht in ihrem Bau und Sekretionsmodus der serösen Drüse der Wirbeltiere. Z. B. die Veränderung des Kerns beschränkt sich hauptsächlich auf seine Größe und Lage. Beispiel: die Speicheldrüse der Paraneuropteren, Orthopteren, Hemipteren.

3. Die tubulöse Drüse gleicht in ihrem Bau und Sekretionsmodus der Häutungsdrüse der Insekten. Bei der Sekretion ändert der Kern außer seiner Größe und Färbbarkeit auch seine Gestalt. Beispiele: die Spinndrüse der Lepidopterenlarven, die Speicheldrüse der Dipteren.

4. Es gibt sowohl topographische als auch histologische Übereinstimmung zwischen der tubulösen Drüse und dem Speichelreservoir. Zwischen Reservoir und Ausführgang gibt es auch eine Übereinstimmung. Die tubulöse Drüse und das Reservoir sind wohl aus dem Ausführgang entstanden.

5. Bei den Insekten, bei denen die tubulöse Drüse die Speicheldrüse bildet, ist die acinöse Drüse mehr oder weniger zurückgebildet. Die letztere erhält sich bei den Lepidopterenlarven als Lyonetsche Drüse, bei den Dipteren ist sie völlig verschwunden.

Literaturverzeichnis.

Altmann, R. (1894): Die Elementarorganismen und ihre Beziehung zu den Zellen 2. Aufl. Leipzig — **Berlese, A.** (1909): Gli Insetti 1. Milano. — **Bordas, L.** (1897): Les Glandes salivaires des Pseudo-neuroptères et Orthoptères. Archives de Zool. **5**. — (1909): Glandes céphaliques de chenilles de Lépidoptères. Ann. des Sci. natur., 9. Sér. (Zool.), **10**. — **Brandt, J. F.** (1833): Bemerkungen über die Mundmagen- oder Eingeweidenerven (Nervus sympatheticus seu Nervi reproductorii) der Evertebraten. Mém. Acad. St.-Pétersbourg **2**. — **Elmassian, M.** (1910): Sur les glandes salivaires chez quelques espèces de Tique. Archives de Zool. (5), **5**. — **Fauré-Frémiet, E.** (1910): Etude des glandes labiales des Hydrocorides. Ann. des Sci. natur., 9. Sér., **19**. — **Heselhaus, F.** (1922): Die Hautdrüsen der Apiden und verwandten Formen. Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. **43**. — **Hofer, B.** (1887): Untersuchungen über den Bau der Speicheldrüsen und des dazugehörenden Nervenapparates von *Blatta*. Nova Acta ksl. Leop.-Carol. dtsch. Akad. Naturforsch. **51**, Nr 6. — **Holmgren, E.** (1895): Studier öfver Hudens och körtelartade Hudorganens Morphologi hos Skandinaviska Macrolepidopterelarver. Kon. Sv. vet. Akad. Hdl. **27**, Nr 4. — **Jordan, H.** (1913): Vergleichende Physiologie wirbelloser Tiere. Jena. — **Knüppel, A.** (1886): Über Speicheldrüsen von Insekten. Arch. Naturgesch. **52**. — **Korschelt, E.** (1923): Gelbrand. *Dytiscus marginalis* L. **1** (Kapitel IV: Die Körperdecke und die Drüsen). Leipzig. — **Kupffer** (1875): Über die Speicheldrüsen von *Blatta orientalis* und ihre Nerven. Beiträge zur Anatomie und Physiologie, als Festgabe für Carl Ludwig zum 15. Oktober 1874 gewidmet von seinen Schülern. Leipzig. — **Lang, A.** (1921): Handbuch der Morphologie der wirbellosen Tiere. 2./3. Aufl. Jena. — **Langley** (1879): On the changes in serous glands during secretion. J. of Physiol. — **von Lith de Jeude** (1878): Zur Anatomie und Physiologie der Spinndrüsen der Seidenraupe. Zool. Anz. **1**. — **Maximow, A.** (1901): Beiträge zur Histologie und Physiologie der Speicheldrüse. Arch. mikrosk. Anat. **58**. — **Maziarski, S.** (1910): Sur les changements morphologiques de la structure nucléaire dans les cellules glandulaires. Contribution à l'étude du noyau cellulaire. Arch. Zellforschg **4**. — (1911): Recherches cytologiques sur les phéno-

mènes sécrétoires dans les glandes filières des larves des Lepidoptères. Ebenda **6**. — **Noll, A.** (1901): Morphologische Veränderungen der Tränendrüse bei der Sekretion. Arch. mikrosk. Anat. **58**. — **Parat, M.** et **Painlevé, J.** (1924): Constitution du cytoplasme d'une cellule glandulaire; la cellule des glandes salivaires. C. r. Acad. Sci. Paris. — (1924): Observation vitale d'une cellule glandulaire en activité. Nature et rôle de l'appareil réticulaire de Golgi et de l'appareil de Holmgren. Ebenda. — **Petit, A.** et **Krohn, A.** (1904): Sur l'évolution des cellules des glandes salivaires du *Notonecta glauca* Fr. C. r. Soc. Biol. Paris **57**. — **Pierantoni, U.** (1900): Contribuzione allo studio del sistemo nervoso stomatogastrico degli Ortotteri saltatori. Atti Acad. Sci. fis. e mat. **10** (Ref. in: Zool. Zbl. **9** [1902]). — (1901): Nuovo contributo alla conoscenza del sistemo nervoso stomatogastrico degli Ortotteri. Boll. Soc. Natur., Anno XV, **15** (Ref. in: Zool. Zentralbl. **9** [1902]). — **Plotnikow, W.** (1904): Über die Häutung und über einige Elemente der Haut bei den Insekten. Z. wiss. Zool. **76**. — **Poletajew, N.** (1880): Des glandes salivaires chez les Odonates. C. r. Acad. Sci. Paris **91**. — (1881): Speicheldrüse bei den Odonaten. Horae Soc. Entomol. Ross. **16**. — **Prenant, A., Bouin, P.** et **Maillard, L.** (1904): Traité d'Histologie. **1**: Cytologie générale et spéciale. Paris. — **Retzius, G.** (1888): Über Drüsennerven. Biologiska Föreningens Förhandlingar **1**, Nr 1. — (1892): Über die Anfänge der Drüsengänge und Nervenendigungen in den Speicheldrüsen usw. In: Biol. Unters., N. F. **3**. — **Schröder:** Handbuch der Entomologie **1**. (Kapitel 2: Nervensystem, von P. Deegener; Kapitel 4: Der Darmtraktus und seine Anhänge, von P. Deegener). — **Schulze, P.** (1912): Über Verson-Drüsen bei Insekten. Zool. Anz. **39**. — **Sirodot, S.** (1858): Recherches sur les sécrétions chez les Insectes. Ann. des Sci. natur. (Zool.) **10**. — **Snodgrass, R. E.** (1925): Anatomy and Physiology of Honeybee. New York and London. — **Tillyard, R. J.** (1917): The Biology of Dragonflies (*Odonata* or *Paraneuroptera*). Cambridge. — **Verson, E.** (1911): Beiträge zur näheren Kenntnis der Häutung und Häutungsdrüsen bei *Bombyx mori*. Z. wiss. Zool. **97**. — **Vincent, S.** (1924): An Introduction to the study of secretion. London. — **Westinghausen, G. v.** (1890): Über Tracheenendigungen in den Sericterien der Raupen. Z. wiss. Zool. **49**. — **Wielowijeski, H.** (1883): Über den Fettkörper von *Corethra plumicornis* und seine Entwicklung. Zool. Anz. **6**.

ÜBER DIE ANATOMIE VON ARRHENURUS MEDIOROTUNDATUS UND DIE HAUTDRÜSEN DER ARRHENURUS-ARTEN.

Von

O. Lundblad.

Mit 26 Textabbildungen.

(Eingegangen am 12. November 1929.)

In einer früheren Arbeit habe ich die bis dahin unbekannt gebliebenen, sehr interessanten und eigenartigen Begattungsvorgänge bei einigen *Arrhenurus*-Arten geschildert und dabei u. a. die Rolle besprochen, die gewisse Hautdrüsen für die Verankerung des Weibchens an das umgestaltete Hinterende des Männchens spielen. Nachdem ich den Verlauf dieser Begattung beobachtet, war es mein Wunsch, auch die anatomischen Grundlagen kennen zu lernen, also besonders die in Frage kommenden Hautdrüsen und den Geschlechtsapparat. Ich habe daher einige *Arrhenurus*-Männchen an Schnittserien untersucht, besonders *A. mediorotundatus* Sig Thor, aber auch *caudatus* (Deg.), *globator* (O. F. Müll.) und *neumani* Piers.[1]. Da die Anatomie der Gattung *Arrhenurus*, trotz der Untersuchung Thons, noch sehr wenig bekannt ist, werde ich im nachfolgenden nicht nur die Anhangsdrüsen und den Geschlechtsapparat, sondern auch gewisse andere Verhältnisse, besonders solche, die mehr allgemeines Interesse haben, kurz berühren. Bei Behandlung der Anhangsdrüsen werde ich auch die übrigen Hautdrüsen besprechen, weil diese niemals näher berücksichtigt wurden, und ich werde dabei versuchen, die Homologisierung der Drüsen bei verschiedenen Arten und Untergattungen durchzuführen, auch bei solchen, die anatomisch noch nicht näher bekannt sind. In bezug auf die übrigen Organe halte ich mich aber beinahe ausschließlich an *A. mediorotundatus*.

Die Anatomie der Hydracarinen ist bisher überhaupt sehr wenig untersucht worden. Es sind hier zu nennen von älteren Arbeiten diejenigen von Claparède (1868), Croneberg (1878), Haller (1882, 1882a), von Schaub (1888) und Girod (1889), von neueren Michael (1895), Nordenskiöld (1898), Pollock (1898), Thon (1900, 1901, 1903, 1905, 1905a), Thor (1902, 1902a, 1903) und van Vleet (1897). Auch eine Arbeit von Henking (1882), die die sehr nahestehenden Trombidiiden behandelt, sei hier vergleichsweise angeführt. Außerdem gibt es einige

[1] Von der letzteren Art stand mir nur schlechtes Material zur Verfügung.

weitere Schriften, in welchen ganz vereinzelte Fragen anatomischen Inhaltes gestreift werden.

Was die Gattung *Arrhenurus* anbelangt, so ist diese besonders von Thon (1900, 1901) untersucht worden. Einige Bemerkungen über dieses Thema finden sich aber auch in den Arbeiten von Nordenskiöld (1898) und Thor (1902a, 1903).

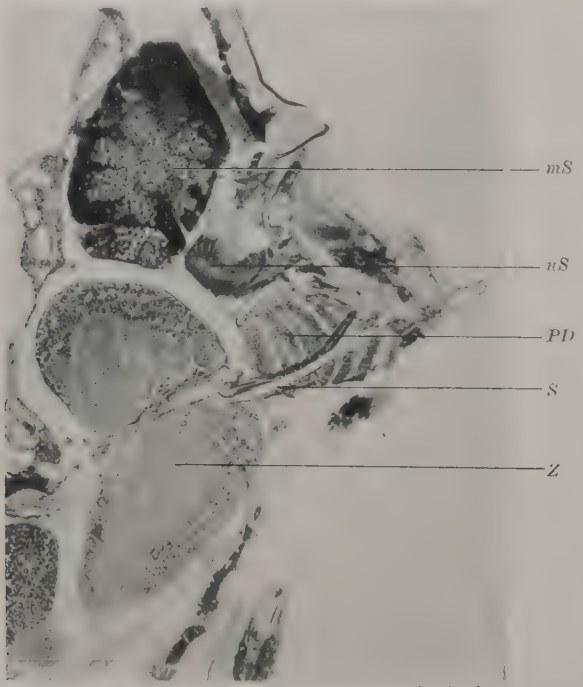
1. Die Haut.

Die Haut setzt sich aus zwei Schichten zusammen, der Hypodermis und der Kutikula. Die erstere färbt sich bei Anwendung der gewöhnlichen Hämatoxylin-Eosinfärbung violett. Eine deutliche Basalmembran oder Grenzlamelle aus Bindegewebe habe ich, im Gegensatz zu Thor (1902a, S. 300; 1903, S. 29), nicht vorgefunden. Die Kutikula ist sehr dick und erreicht bekanntlich bei gereiften Imagines eine panzerartige Härte. Sie besteht aus zwei sehr deutlich getrennten Schichten, einer inneren Schicht, das Ektostrakum, das sich gelb färbt oder farblos verbleibt, und einer äußeren, das Epiostrakum, das stark rot wird (vgl. besonders Abb. 16). Das erstere ist bedeutend dicker. Nach Thor (1902a) soll es bei soeben geschlüpften Imagines geschichtet sein. Trotzdem die von mir geschnitteten Tierchen immer relativ frisch geschlüpft waren, konnte ich eine Schichtung niemals beobachten, sondern das Ektostrakum war immer homogen. Bei *Arrhenurus* ist diese Schicht von den bekannten Poren durchsetzt, in welche Hypodermispapillen hineinragen (Abb. 16 *H*). Nach außen sind die Poren nicht offen, sondern vom Epiostrakum überdeckt (in Abb. 16 sehr deutlich zu sehen). Die erwähnten Poren sind innen eng, erweitern sich aber nach außen kräftig, so daß sie sich, von außen gesehen, als ein kleinerer, von einem größeren umgebener Kreis darbieten.

Ich gebe Thor (1902a, S. 299) gegenüber Thon (1900, S. 110, Fußnote) darin ganz recht, daß die Poren nicht von unten durch eine dünne Schicht geschlossen sind. Unterhalb der Poren liegt nämlich die Hypodermis, die keine dünne Schicht ist. Nach außen dagegen kommt das Epiostrakum, das als dünne Schicht die Poren verdeckt. Es soll schon hier kurz bemerkt werden, daß die Poren der Genitalplatten, die sogenannten Genitalnäpfe, von den übrigen Panzerporen nicht prinzipiell verschieden sind (Abb. 22). In den Genitalnäpfen wird also auch das Ektostrakum von den Hypodermiszellen durchbrochen, und das Epiostrakum deckt die Poren zu. In den übrigen Partien der Genitalplatten aber, also zwischen den Näpfen, fehlt das Epiostrakum. Thor (1902a, Taf. I, Abb. 8) zeichnet auch zwischen den Näpfen ein deutliches Epiostrakum. Ich habe die von ihm abgebildete Art, *A. pustulator*, nicht an Schnitten untersucht, aber bei *A. mediorotundatus* und *A. globator*[1] kann

[1] Von *A. caudatus* und *A. neumani* ist mein Material zu schlecht, um zu entscheiden, wie es mit ihnen in dieser Hinsicht steht.

ich seine Befunde nicht bestätigen, denn bei diesen Arten ist die ganze Schicht außerhalb der Hypodermis vollkommen homogen, gelb gefärbt, dick, ohne das rote Epiostrakum darüber (vgl. Abb. 24). Möglicherweise verhalten sich verschiedene Arten verschieden. Daß es sich bei *A. mediorotundatus* und *A. globator* so verhält, wie ich es oben geschildert habe, kann mit voller Sicherheit behauptet werden, dagegen kann ich im übrigen keine näheren Angaben machen über den feineren Bau der Hypodermisschicht, weil mein Material nicht so gut konserviert ist, daß es feinere zytologische Studien zuläßt.



Auct. phot.

Abb. 1. *Arrhenurus globator* (O. F. Müll.). ♂. Sagittalschnitt durch die Gehirngegend. *mS* mediane Speicheldrüse; *uS* Glandula trachealis impar; *PD* dorsale Dilatatoren des Pharynx; *S* Speiseröhre; *Z* Gehirn.

2. Der Darmkanal.

Nach der Mundhöhle und dem mit kräftigen Dilatatoren ausgestatteten Pharynx (Abb. 1 *PD*) folgt der als dünnwandiges, sehr feines Rohr nach hinten ziehende Ösophagus (Abb. 1 *S*, Abb. 2 *S*), der das Gehirn durchsetzt. Der Durchmesser beträgt nur 8—11 μ. Unmittelbar nachdem die Speiseröhre aus dem Gehirn heraustritt, erweitert sie sich ein wenig, das Lumen erreicht einen Durchmesser von wenigstens 14—15 μ und die Wand wird erheblich dicker. Diese Abteilung des Darmes ist

aber nur etwa 50 μ lang, dann geht er ganz unvermittelt in den sehr geräumigen, mit Divertikeln versehenen Magendarm oder Lebermagen über.

Dieser zeigt einen lappigen Bau. In der Körperregion, wo der Ösophagus in ihn einmündet, nimmt er schon den größten Teil der Dorsalhälfte des Körpers als in der Hauptsache dreiteiliger Sack ein (Abb. 2 *L*). Er überragt die soeben erwähnte Einmündungsstelle weit nach vorn, sich über und seitlich vom Gehirn und den Speicheldrüsen nach vorn erstreckend (Abb. 19 *L*). Die bei gewissen anderen Gattungen (*Hydrachna*, *Diplodontus*, *Limnesia*, *Hygrobates* usw.) vorhandenen Ösophageal-

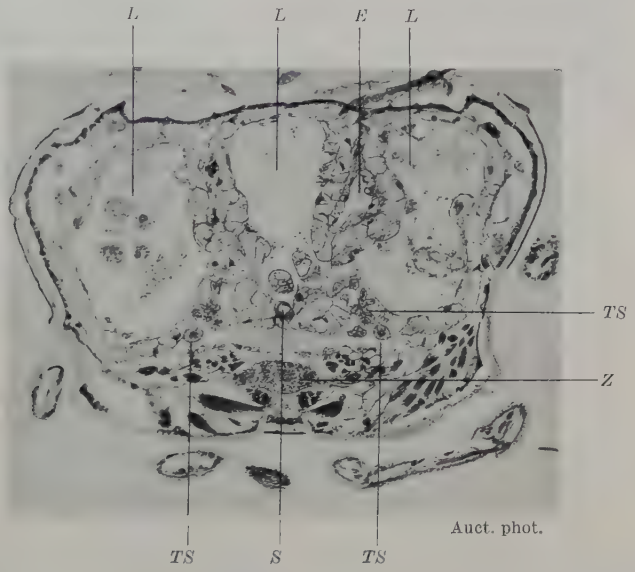


Abb. 2. *Arrhenurus mediorotundatus* Sig Thor. ♂. Querschnitt durch die Einmündungsstelle der Speiseröhre in den Lebermagen. *E* Exkretionsorgan; *L* Lebermagen; *S* Speiseröhre; *TS* tubulöse Speicheldrüse: *Z* Gehirn. Sowohl der längsverlaufende wie der geschlängelte Teil der tubulösen Drüse gut sichtbar.

klappen kommen bei *Arrhenurus mediorotundatus* nicht zur Ausbildung. Der Lebermagen streckt sich weit in den Schwanz hinein (Abb. 6 *L*, Abb. 14 *L*).

Die Zellen des Magendarmes sind teilweise sehr groß. Von Thor (1903) und einigen früheren Auktoren ist beschrieben worden, wie diese Zellen bei gewissen Arten sich aus ihrem Verbande allmählich lösen, abschnüren und schließlich frei in die Magenhöhle zu liegen kommen. Die Ersatzzellen an der Basis der sich abschnürenden Zellen werden nach und nach vergrößert und übernehmen die Funktion der alten.

Es scheint, als kämen ähnliche Verhältnisse auch bei *Arrhenurus mediorotundatus* vor. Über die umgebenden, niedrigen Zellen ragen nämlich andere mehr oder weniger weit in die Darmhöhle hinein, wieder andere,

rundliche Zellen liegen als abgeschnürte Kugeln schon frei darin, wie deutlich aus mehreren der hier reproduzierten Photographien hervor-

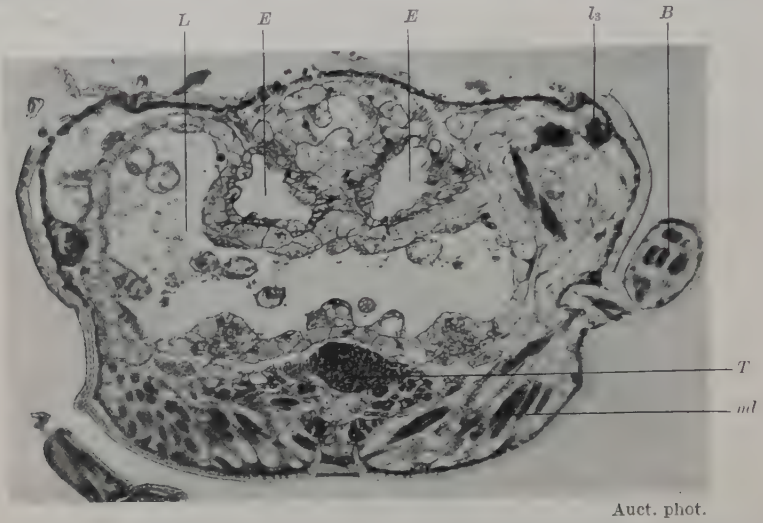


Abb. 3. *Arrhenurus mediorotundatus* Sig Thor. ♂. Querschnitt durch die Region des 4. Beins. *L* Lebermagen; *E* Exkretionsorgan; *B* Basalglied des 4. Beins; *ml* Bewegungsmuskeln des 4. Beins; *T* Testis; l_3 Lateroglandulare 3.

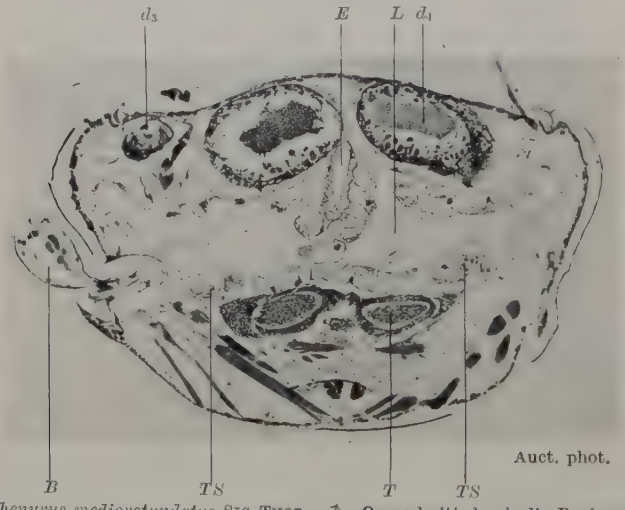


Abb. 4. *Arrhenurus mediorotundatus* Sig Thor. ♂. Querschnitt durch die Region des 4. Beins. *B* Basalglied des 4. Beins; *E* Exkretionsorgan; *L* Lebermagen; *T* Testis; *TS* geschlängelter Teil der tubulösen Speicheldrüse; d_3 und d_4 Dorsoglandularia 3 bezw. 4.

geht (z. B. Abb. 2, 3, 5, 6). Ob es bei *A. mediorotundatus* besondere Ersatzzellen gibt, oder ob nur der äußere Zellenteil sich abschnürt oder berstet, der innere wieder auswächst, wage ich nicht sicher zu entschei-

den. Thor (1903, S. 83) spricht sich auch hinsichtlich dieses Prozesses bei *Limnesia maculata* unbestimmt aus.

3. Das Exkretionsorgan.

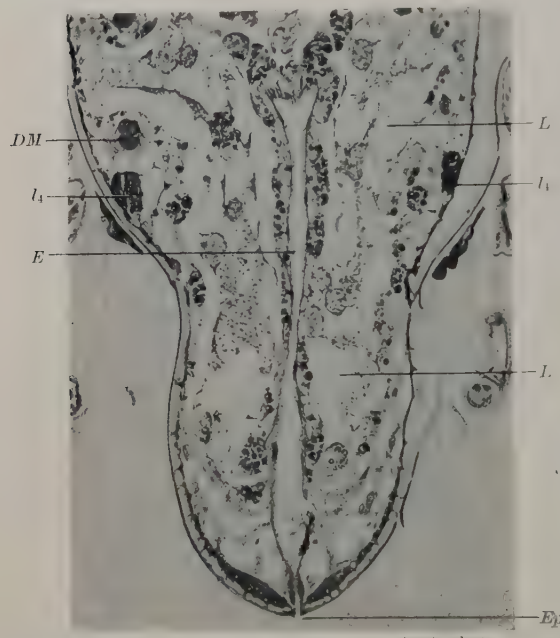
Auf der Unterseite des Schwanzanhanges in der Nähe des Endes befindet sich eine kleine Öffnung, die lange Anus genannt wurde und noch heute diesen Namen oft trägt. Ich schließe mich aber denjenigen Verfassern an, die das Vorhandensein eines Afters bei den Hydracarinen bestimmt verneinen. Weder bei den *Arrhenurus*-Arten noch bei anderen

Abb. 5. *Arrhenurus mediorotundatus* Sig Thor. ♂. Querschnitt durch die Genitalöffnung. G Genitalöffnung; L Lebermagen; R Zentralorgan; T Testis; d_4 Dorsoglandulare 4; l_1 Laterоglandulare 4, mit der Mündung l_1m. Der Schnitt ist schief gefallen, so daß die rechte Seite länger nach hinten getroffen worden ist.

von mir untersuchten Gattungen konnte ich einen After nachweisen. Der Darmkanal endet also blind. Der sogenannte Anus muß als Exkretionsporus aufgefaßt werden, denn er steht mit dem großen Exkretionsorgan, dem sogenannten Rückengefäß, in Verbindung (Abb. 6 *Ep*). Dieses Organ dürfte man wohl mit Recht als proktodeales Exkretionsorgan bezeichnen und es als den abgeschnürten und selbständig gewordenen Endteil des Darmes ansehen können oder es mit den Malpighischen Gefäßen vergleichen.

Der histologische Bau der Wand des Exkretionsorganes scheint auch nur relativ von dem des Darmes verschieden zu sein. Die Zellen sind recht groß und ähneln denen der Darmwand. Jedoch sind sie alle von ungefähr derselben Höhe und bei weitem nicht so groß wie die Darm-

zellen. Dies geht z. B. aus den Abb. 2, 3, 4, 5 und 6 hervor. Auch ist ja das Exkretionsrohr nicht so umfangreich wie der Darm. Es liegt als einfaches, schlauchförmiges Organ längs der Dorsalseite des Tierchens (Abb. 6, 12). In seinem mittleren Teile, in der Region der später zu besprechenden „rätselhaften Organe" und des Penis, ist der Kanal ziemlich eng (Abb. 5, 18, 25), erweitert sich aber sowohl nach hinten wie nach vorn, und ganz besonders dort, wo er sich im Vorderkörper gabelt, ist er sehr geräumig (Abb. 12). Das Organ ist nämlich vorn gabelteilig (Abbild. 3). Die beiden Gabeln sind ziemlich kurz und schließen mit blindem Ende ab.



Auct. phot.

Abb. 6. *Arrhenurus mediorotundatus* SIG THOR. ♂. Horizontalschnitt durch den Hinterteil des Körpers und den Anhang in der Nähe der Ventralseite. *E* Exkretionsorgan; *Ep* Exkretionsporus; *DM* dorsoventraler Muskel; l_1 Lateroglandulare 4; *L* Lebermagen.

Soviel ich finde, kommen im Exkretionskanal keine abgeschnürten, freien Zellen vor.

Der Exkretionsporus ist bei *A. mediorotundatus* ventral in der Nähe des Anhangsendes gelegen (Abb. 6 *Ep*[1]). Dasselbe ist bei *A. globator* der Fall (Abb. 8 *B*), während bei vielen anderen *Megaluracarus*-Arten, z. B. *caudatus*, der Porus ganz distal liegt.

Der eigentliche Porus ist sehr fein und auch ein kurzes Stück vor der Mündung ist das Rohr stark verengt. Kein muskulöser Sphinkter ist vorhanden, dagegen sind die Epithelzellen des letzten Rohrabschnittes hoch, so daß jederseits eine im Querschnitt linsenförmige und offenbar als Sphinkter fungierende, das Lumen einengende Wandverstärkung zustande kommt (Abb. 6). Dagegen sind kräftige Dilatatoren vorhanden, die sich in seitlicher Richtung schief nach vorn erstrecken und an der Körperwand sich befestigen. Ihr anderes Ende befestigt sich am Exkretionsrohr unmittelbar außerhalb der soeben erwähnten Verstärkung, wo das Rohr chitinisiert ist,

[1] In dieser Abbildung scheint der Porus ganz distal zu liegen, was darauf beruht, daß das äußerste Ende des Anhangs nicht getroffen ist.

indem hier eine Invagination der äußersten Chitinschicht, des Epiostrakum, deutlich erkannt werden konnte (Abb. 6).

4. Die Hautdrüsen.

Bei allen Hydracarinen sind die Hautdrüsen gut entwickelt und in vielen Paaren vorhanden, deren Anzahl bei den verschiedenen Gruppen etwas wechselt. Bei verwandten Formen ist aber eine konstante Anzahl vorhanden, und die Orientierung der Drüsenmündungen kann bisweilen, wie ich bei den Thyasinen schon bewiesen habe, in systematischer Hinsicht von einem gewissen Wert als Ausgangspunkt einer Homologisierung entsprechender Hautpartien sein (Lundblad 1927). Dagegen sind die Hautdrüsenmündungen bei verwandten Gattungen und Arten oft mehr oder weniger verschoben, wie z. B. aus einem Vergleich zwischen *Sperchon* und *Pseudosperchon* hervorgeht, den ich vor kurzem abgeschlossen habe.

Auch bei der Gattung *Arrhenurus* sind zahlreiche, zum Teil stark umgewandelte Hautdrüsen vorhanden. Die Lage derselben und deren Mündungen werden wir nachstehend bei den verschiedenen Untergattungen an der Hand einiger Zeichnungen und Mikrophotographien zu erläutern versuchen. Wir finden dabei, daß alle Weibchen etwa übereinstimmend gebaut sind mit Hinsicht auf die Lage der Drüsenmündungen. Das ist auch ziemlich einleuchtend, weil das Weibchen das konservative, mehr primitive Geschlecht darstellt. Die Männchen der meisten *Arrhenurus*-Arten sind dagegen stark umgewandelt, indem ein verschiedentlich gestalteter Schwanzanhang ausgebildet worden ist. Die dadurch veranlaßte Verlängerung des Körperhinterendes hat eine starke Verschiebung der Hautdrüsenmündungen mit sich gebracht. Eine Homologisierung der Drüsen bei den verschiedenen Arten oder Untergattungen ist niemals versucht worden; auch eine solche der beiden Geschlechter derselben Art steht leider noch aus, trotzdem sie ein bedeutendes Interesse beansprucht und für ein näheres Verständnis des Baues und der Umwandlung der Gattung unumgänglich notwendig ist. Es ist nicht einmal bekannt, wieviele Drüsen bei *Arrhenurus* vorhanden sind.

Untersuchen wir also die primitiven Verhältnisse bei einem *Arrhenurus*-Weibchen, z. B. bei *A. globator* (O. F. Müll.)! Der kleine, ovale Dorsalpanzer ist hier durch eine sogenannte Rückenbogenfurche deutlich vom größeren und auf den Rücken übergreifenden Bauchpanzer getrennt. Von vorn beginnend, treffen wir vor den Augen das sogenannte Antenniforme, d. h. das Dorsoglandulare 1, an (Abb. 7 A d_1, C d_1). Etwas weiter nach hinten, zwischen den Augen, entspringt eine isolierte Borste, die ohne Zweifel dem Präokulare der Thyasinen entspricht; sie ist also eine Sinnesborste ohne Drüse (Abb. 7 A *pr*; vgl. auch Lundblad 1927). Etwas weiter hinten, hinter den Augen, folgt das Dorsoglandulare 2 (Abb. 7 A d_2).

Die bis jetzt besprochenen Drüsen und Haare liegen im Bauchpanzer, die folgenden aus dieser Reihe dagegen im Rückenpanzer. Zuvorderst inseriert die zweite Sinnesborste, d. h. das Postokulare (Abb. 7 A *po*). Dann folgen die Dorsoglandularia 3—5 (Abb. 7 A d_3—d_5).

Ventral, d. h. im Bauchpanzer, wiederfinden wir die charakteristischen Drüsen hinter der zweiten und vierten Epimere, die Epimero-

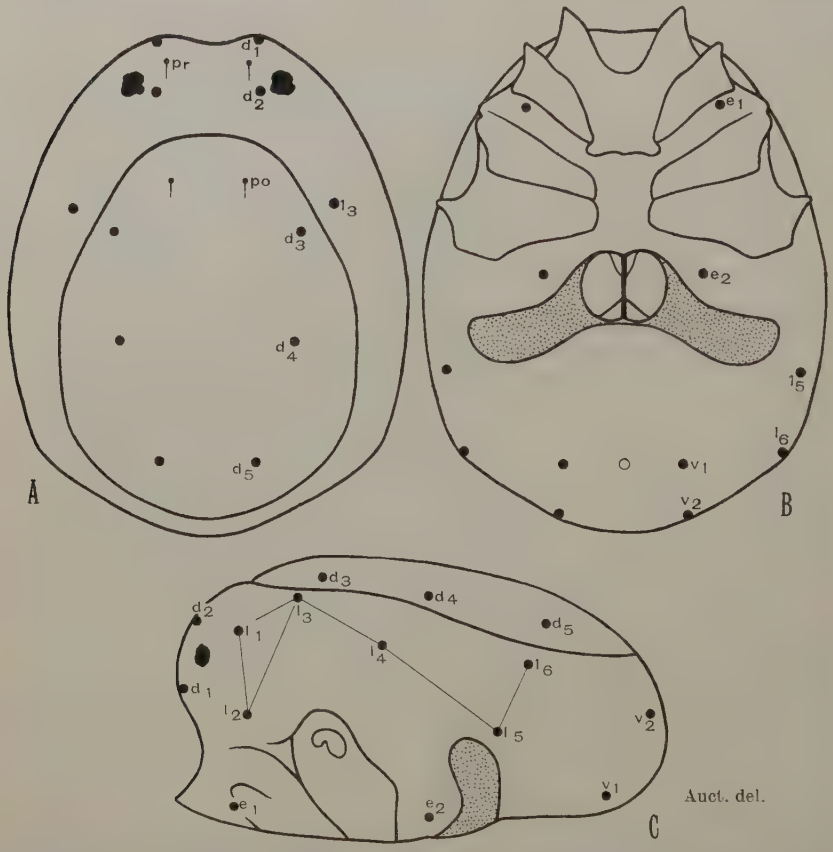


Abb. 7. *Arrhenurus globator* (O. F. Müll.). ♀. A von oben, B von unten, C von der Seite. Hautdrüsenmündungen als schwarze Punkte dargestellt. Genitalplatten punktiert. d_1—d_5 Dorsoglandularia 1—5; l_1—l_6 Lateroglandularia 1—6; v_1—v_2 Ventroglandularia 1—2; e_1—e_2 Epimeroglandularia 1—2; *pr* Prä- und *po* Postokulare.

glandularia 1—2 (Abb. 7 B e_1—e_2, C e_1—e_2). Weiter hinten, seitlich beim Exkretionsporus, inseriert das Ventroglandulare 1 und dahinter, am äußersten Hinterende des Weibchens, weder von oben noch von unten deutlich sichtbar, das Ventroglandulare 2 (Abb. 7 B v_1—v_2; C v_1—v_2). Diese beiden Paare von Ventroglandularia stellen die Fortsetzung der Dorsoglandularreihe dar.

Um die Lateroglandularia deutlich zu sehen, ist es am besten, das Weibchen von der Seite her zu betrachten. Hinter dem Auge inseriert das Lateroglandulare 1, weiter nach hinten und unten Lateroglandulare 2, nach oben Lateroglandulare 3 (Abb. 7 C l_1—l_3). Noch weiter nach hinten finden wir das Lateroglandulare 4 und ein wenig oberhalb des Endes der Genitalplatte steht das Lateroglandulare 5. Das Lateroglandulare 6 endlich liegt weit nach hinten und oben (Abb. 7 C l_4—l_6).

Es gibt also bei *Arrhenurus* nach dieser Terminologie 5 Paare Dorsoglandularia, 2 Ventroglandularia, 2 Epimeroglandularia und 6 Lateroglandularia.

Es kommt nun darauf an, die angeführten Drüsen beim Weibchen mit denen des Männchens zu homologisieren. Schon im voraus sei hervorgehoben, teils daß alle Drüsen des Weibchens auch beim Männchen vorhanden sind, teils auch, daß bei diesem keine weiteren Drüsen entwickelt, daß aber einige stark umgewandelt, vergrößert und verschoben worden sind. Die Anhangsdrüsen beim Männchen von *Arrhenurus globator* (O. F. Müll.) habe ich schon in anderem Zusammenhang behandelt (Lundblad 1929a) und für diese Drüsen die Bezeichnungen 1—4 eingeführt.

Wir wollen zuerst untersuchen, ob und inwieweit wir diese teilweise umgebildeten Anhangsdrüsen mit gewissen Drüsen des Weibchens homologisieren können, sodann ob dies auch bezüglich der anderen Drüsen gelingt.

Die Abb. 8 A—C zeigt uns ein Männchen von *Arrhenurus globator* in derselben Vergrößerung wie das Weibchen gezeichnet. In Abb. 8 A finden wir ohne Schwierigkeit die Drüsenmündungen d_1 und d_2 wieder vor und zwischen den Augen. Im Rückenschilde des Weibchens liegen die Öffnungen d_3—d_5. Auch diese treffen wir beim Männchen an. Sie sind in Abb. 8 A mit d_3, d_4 und 1 bezeichnet, wovon d_3—d_4 etwa dieselbe Lage wie beim Weibchen einnehmen. Dagegen ist, infolge der Verlängerung des hinteren Körperendes beim Männchen, die Drüsenöffnung d_5 weiter nach hinten verlagert. Ihr entspricht beim Männchen sicher die Öffnung, die ich in der Abb. 8 A, im Anschluß an meine frühere Arbeit über *A. globator* (1929a), mit 1 bezeichnet habe. Es ergibt sich also aus unserem Vergleich die interessante Tatsache, daß die Drüse 1, also die große Kittdrüse des Männchens, dem d_5 des Weibchens entspricht. Daß dem wirklich so ist, schließe ich schon daraus, daß diese Drüse beim Weibchen die hinterste Rückendrüse ist und daß beim Männchen der dorsale Anhangswulst, wo die Drüse 1 mündet, zweifelsohne die Stelle bezeichnet, wo bei ihm das hinten-seitlich durch eine nicht geschlossene Bogenfurche begrenzte Dorsalschild abschließt. Wie aus Abb. 8 C ersichtlich, erstreckt sich die Rückenbogenfurche an den Anhangsseiten weit nach hinten, sich gegen die Stelle richtend, wo sich der Dorsalwulst mit der Drüse 1 befindet. Es dürfte wohl sicher die Furche hier einst geschlossen gewesen sein.

Die Identifizierung der mit 2—3 bezeichneten Drüsen schieben wir einen Moment hinaus und wenden uns jetzt der Milbe in Seitenansicht zu (Abb. 8 C). Wir finden dann, daß die e_1—e_2 dieselbe Lage wie beim anderen Geschlecht haben. Bei den Lateroglandularia dagegen ist das nicht der Fall. Zwar sind die l_1—l_3 übereinstimmend orientiert, ein charakteristisches Dreieck bildend, das übrigens in der einen oder anderen

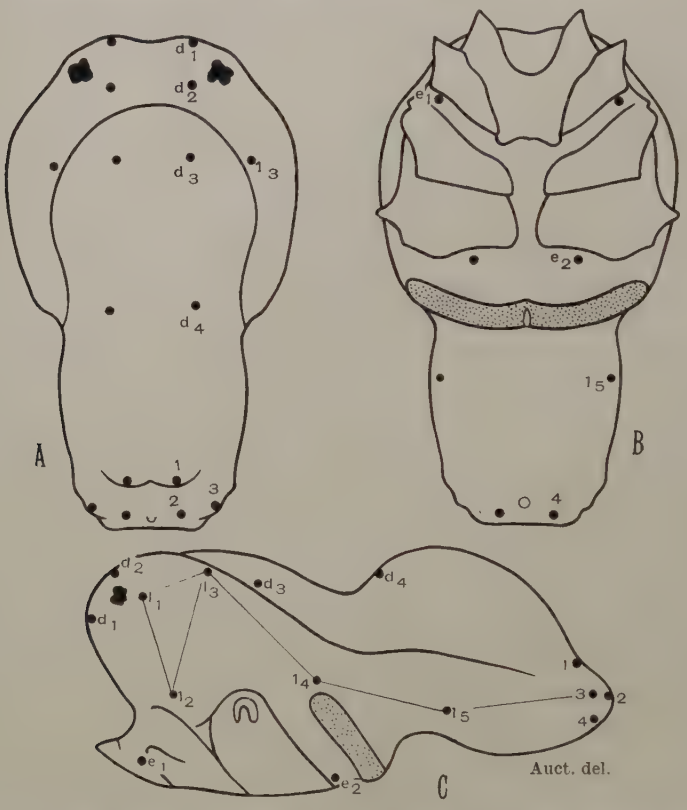


Abb. 8. *Arrhenurus globator* (O. F. Müll.). ♂. A von oben, B von unten, C von der Seite. Die Drüsenmündungen der Anhangsspitze mit *1—4* bezeichnet. Übrige Bezeichnungen wie in der vorigen Abbildung.

Form bei allen von mir untersuchten Männchen und Weibchen von *Arrhenuri* wiederkehrt. Die folgenden Lateroglandularia aber nehmen eine etwas abweichende Lage ein. Beim Weibchen fanden wir l_4 ziemlich weit nach oben, über der vierten Epimere liegend; beim Männchen ist es nach unten und hinten verschoben und in unmittelbare Nähe der Genitalplattenspitze gerückt (Abb. 8 C l_4). Es hat also etwa dieselbe Lage wie das l_5 beim Weibchen. Der Vergleich zeigt also, daß diese „Genitaldrüse" beim Weibchen und Männchen nicht eine homologe Bildung ist, eine

Sache, die noch sicherer aus der Heranziehung anderer *Arrhenurus*-Männchen deutlich hervorgeht. Das l_5 des Weibchens ist beim Männchen ebenfalls nach hinten und unten gepreßt worden und von der Ventralseite (Abb. 8 B) deutlich sichtbar. Wo treffen wir aber das Homologon des weiblichen l_6 an? Als wahrscheinlich kann vermutet werden, daß auch dieses nach hinten verschoben worden ist. In der Tat finden wir auch eine weit nach hinten stehende Drüsenmündung (Abb. 8C 3), die in der Nähe des Schwanzendes liegt. Diese, die mit 3 bezifferte Drüse, ist mit der fraglichen Drüse l_6 des Weibchens sicher homolog.

Diese bedeutende Verschiebung der l_4—l_6 nach hinten beim Männchen steht mit der Entwicklung des Schwanzanhanges in Zusammenhang. In den Abb. 7 C und 8 C sind die einander entsprechenden Lateroglandularia durch Linien miteinander verbunden, um die Verschiebung und gegenseitige Lage besser hervorzuheben.

Schließlich erübrigt sich, die Homologone der weiblichen v_1—v_2 zu finden. Von diesen ist v_1 die Begleitdrüse des Exkretionsporus (Abb. 7 B). Auch beim Männchen treffen wir eine Drüsenöffnung in etwa derselben Orientierung an, die ich mit 4 bezeichnet habe (Abb. 8 B). Diese etwas mehr ventrale Drüse muß also dem v_1 des Weibchens entsprechen. Folglich muß die übrig gebliebene Drüse v_2 der mehr dorsalen Drüse 2 beim Männchen entsprechen (Abb. 8 A, C).

Damit haben wir sämtliche Hautdrüsen des einen Geschlechtes mit denen des anderen homologisiert und wenden jetzt unser Interesse den Männchen einiger anderer Arten und Untergattungen zu, mit *Arrhenurus* s. str. beginnend.

In Abb. 9 A ist das Rückenschild und der Anhang eines *A. kjerrmani*-Männchens von oben gesehen dargestellt, in Abb. 9 B das Anhangsende von hinten. Im Rückenschilde erkennen wir ohne Schwierigkeit die d_3—d_4. Das letztere befindet sich seitlich an der Basis eines mächtigen Rückenhöckers, der in zwei Hörner ausläuft, jedes mit einer Borste an der Spitze. Ein wenig vor dem Petiolus liegen die großen Kittdrüsen 1 und dahinter, in einer Querreihe, die lateralen Drüsen 3 und die medianen 2. Die ersteren sind bei dieser, wie auch bei vielen anderen *Arrhenurus*-Arten, an der Spitze von kräftigen Hörnern gelegen. Ventral endlich liegen die Drüsen 4 seitlich von dem Exkretionsporus.

Noch besser können wir die völlige Übereinstimmung feststellen, wenn wir den Anhang von hinten untersuchen und die dabei erhaltene Zeichnung (Abb. 9 B) mit der von mir schon publizierten Abbildung von *A. globator* vergleichen (Lundblad 1929a, Abb. 2b). Es scheint mir kein Zweifel an der richtigen Identifizierung der Drüsen bestehen zu können.

Ehe wir die Gattung *Arrhenurus* s. str. verlassen, wollen wir noch eine Art, *A. pustulator* (O. F. Müll.), besprechen. Diese ziemlich abweichende, kurze und sehr hohe Art bietet in Seitenansicht einen eigenartigen An-

blick dar (Abb. 9 C). Wir können aber ohne Schwierigkeit die d_1—d_4 identifizieren, wie auch die e_1—e_2. Auch die im Dreieck geordneten La-

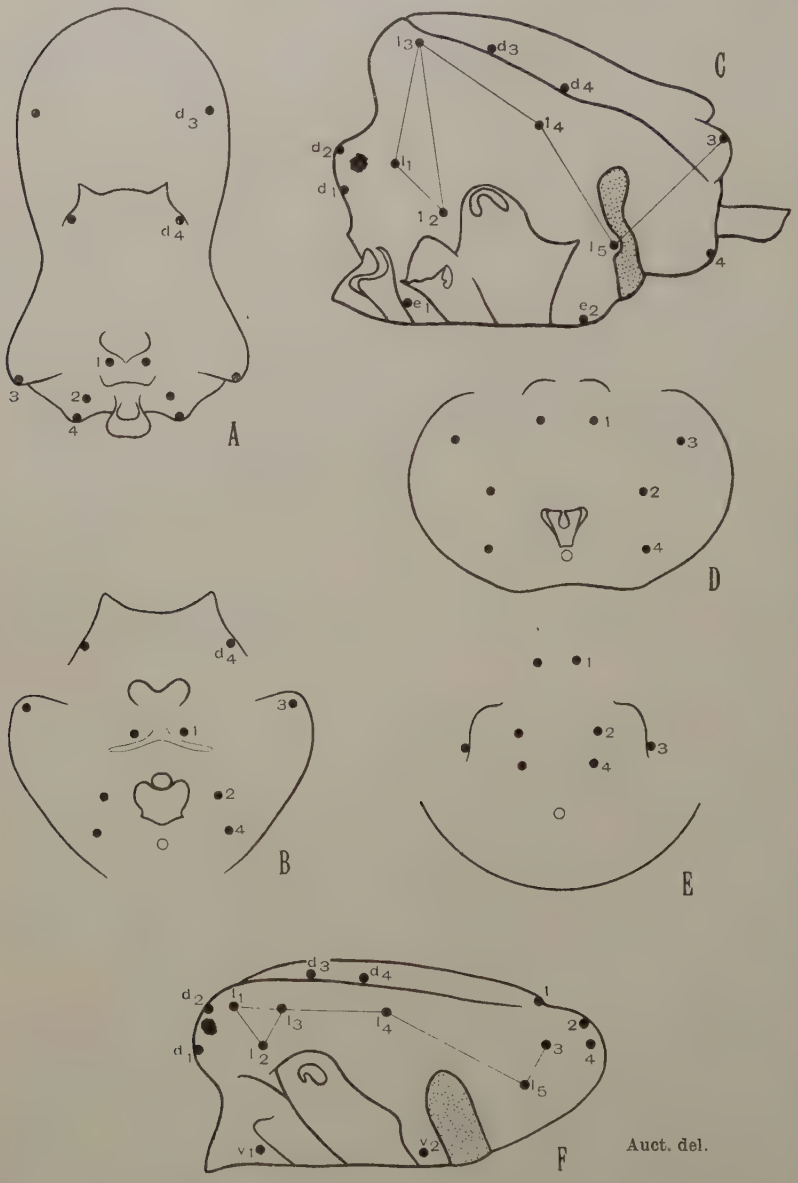


Abb. 9. A Rückenschild von *Arrhenurus kjerrmani* NEUM. ♂ von oben; B Hinterende desselben Männchens von hinten; C *A. pustulator* (O. F. MÜLL.), ♂ von der Seite; D Hinterende desselben von hinten; F ein *Truncaturus*-♂ von der Seite; E Hinterende desselben von hinten. Bezeichnungen wie in der vorigen Abbildung.

teroglandularia (die „Dreieckdrüsen" l_1—l_3) sind leicht erkennbar. In Übereinstimmung mit der in die Höhe ausgezogenen Körpergestalt ist aber auch dieses Dreieck hoch und schmal. Die Orientierung von l_4—l_5 ist ganz dieselbe wie beim *A. kjerrmani*-Männchen, d. h. die Lage von l_4 stimmt mit der des *globator*-Weibchens (nicht Männchens) überein. Die Lage des l_5 dagegen weicht insofern erheblich ab, daß es *vor* den Genitalplatten ist, nicht, wie beim *globator*-Weibchen, in der Nähe des Distalendes der Platten, oder, wie beim *globator*-Männchen, weit hinter den Platten. Das l_6, d. h. die Drüse 3, liegt, wie beim *A. kjerrmani*-Männchen, an der Spitze eines, hier freilich kurzen, stumpfen Hornes. Ventral unter dem Petiolus liegt die Drüse 4, die Begleitdrüse des Exkretionsporus. Von hinten bietet der Anhang einen Anblick dar, der prinzipiell ganz mit *kjerrmani* und *globator* übereinstimmt (Abb. 9 D).

Im Anschluß an das soeben Geschilderte ist es von einem besonderen Interesse, ein Männchen der Untergattung *Truncaturus* zu untersuchen[1]. Diese Untergattung ist die primitivste, indem der Schwanzanhang des Männchens noch sehr unscheinbar ist und die Gestalt also sehr wenig von der des Weibchens abweicht. Aber auch hier ist der Körper etwas verlängert und die Rückenbogenfurche hinten schon offen. Alle Drüsenmündungen sind hier mit denen des *globator*-Weibchens leicht homologisierbar. Wir finden aber, daß die Drüsen l_5, l_6, d_5 und v_1 gleichzeitig mit der Ausbildung des Schwanzes nach hinten gewandert sind. Die Drüse d_5 (= 1) hat, wie bei allen *Arrhenurus*-Männchen, die äußerste Spitze des Rückenschildes schon erreicht (Abb. 9 F). Die gegenseitige Lage der Drüsen ist aber noch ungefähr dieselbe wie beim *globator*-Weibchen und anderen Weibchen. Mit dem *globator*-, *kjerrmani*- oder *pustulator*-Männchen verglichen ist jedoch das l_6, d. h. die Drüse 3, nicht so weit nach hinten gerückt, sondern steht lateral etwa an der Anhangsbasis. Von hinten gesehen (Abb. 9 E) sieht der Anhang etwa wie bei den anderen, bisher beschriebenen Männchen aus. Besonders auffällig sind die im Viereck stehenden Drüsen 2 und 4 (mit dem Exkretionsporus in ziemlich weiter Entfernung davon).

Wir wenden uns nun weiter der Untergattung *Micruracarus* zu. Bei denjenigen Arten, die uns hier näher beschäftigen werden, *A. sinuator* (O. F. Müll.) (Abb. 10 D) und *A. perforatus* George (Abb. 10 E—F) ist das Anhangsende eingeschnitten und das Rückenschild wie beim Weibchen deutlich abgegrenzt, jedoch hinten wohl nicht vollständig eingesattelt.

Bei *A. sinuator* finden wir ein abnorm kleines, weit hinten gelegenes

[1] Die Systematik dieser Untergattung ist noch sehr wenig geklärt; ich will mich daher nicht über den Artnamen der hier abgebildeten Art aussprechen, aber sie ist mit *castaneus* Neum. und *truncatellus* O. F. Müll. nahe verwandt oder eventuell identisch.

Rückenschild. Trotzdem enthält es die beiden sonst im allgemeinen mehr oder weniger weit nach vorn liegenden Drüsenöffnungen d_3—d_4, die hier

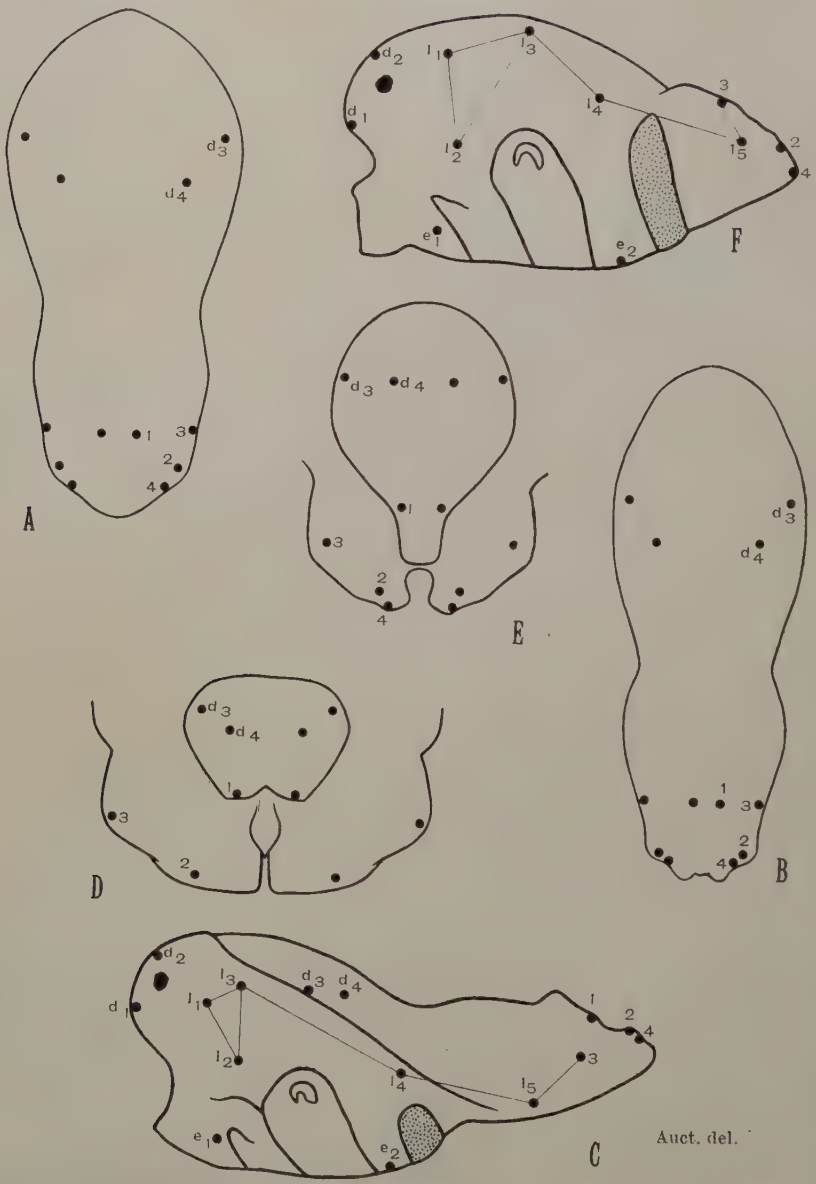


Abb. 10. A Rückenschild von *Arrhenurus mediorotundatus* SIG THOR. ♂ von oben; B Rückenschild von *A. caudatus* (DEG.). ♂ von oben; C ♂ derselben Art von der Seite; D Hinterteil von *A. sinuator* (O. F. MÜLL.). ♂ von oben; E Hinterteil von *A. perforatus* GEORGE, ♂ von oben; F ♂ derselben Art von der Seite. Bezeichnungen wie in der vorigen Abbildung.

also nach hinten gepreßt worden sind; d_4 liegt, wie gewöhnlich, mehr median als d_3 und weiter nach hinten. Am Ende des Schildes, unmittelbar vor dem kräftig entwickelten schwert- oder spatelförmigen Petiolus, sehen wir die Drüsen 1 (Kittdrüsen).

Die Lage des l_1 ist dadurch auffällig, daß es weit nach hinten verschoben ist; die Drüsenmündung befindet sich nämlich nicht, wie gewöhnlich, in der Nähe des Auges. Die Lage des l_4 erinnert an die beim *globator*-Weibchen, *Truncaturus*-Männchen, *pustulator*- und *kjerrmani*-Männchen, ist also vor und oberhalb der Genitalplattenspitze. Das l_5 liegt, wie beim *globator*- und *Truncaturus*-Männchen, weit hinter den Genitalplatten, etwa unterhalb (ventral) der Drüsenmündung 3 (vgl. Abb. 10 D). Die Drüsenmündung 4, die auf Abb. 10 D nicht sichtbar ist, liegt ventral von 2. Die relative Lage von 2 und 4 ist also dieselbe wie bei den vorher geschilderten Arten. Die mit 3 bezeichnete Drüse mündet seitlich am Rande der scheibenartig zugeplatteten Seitenteile des Schwanzes.

Die nächste Art, *A. perforatus*, ist habituell der vorigen recht ähnlich, in Einzelheiten aber abweichend. Eigenartig ist z. B. die Orientierung von d_3 und d_4 in einer geraden Querreihe (Abb. 10 E). Dort, wo sich das Rückenschild nach hinten zu verschmälern beginnt, mündet die große Kittdrüse 1 [1]. Der bei dieser Art sehr winzige, knopfförmige Petiolus steht am äußersten Ende des Schildes und der Exkretionsporus befindet sich am innersten Ende der lochartigen Bucht des Schwanzanhanges. Die Drüsen 2, 3 und 4 zeigen ungefähr dieselbe Lage wie bei der vorigen Art, 4 jedoch am äußersten Ende des Anhanges, vielleicht etwas mehr dorsal gelegen, nicht ventral.

In seitlicher Lage erinnert *A. perforatus* (Abb. 10 F) sehr an die vorige Art, jedoch liegt l_1 dem Auge mehr genähert, wie gewöhnlich. Sehr übereinstimmend ist die Lage von l_4 und l_5. Das l_5 liegt also weit hinten auf der Unterseite der scheibenartig verbreiterten Seitenteile des Anhanges, ja, es liegt sogar ein wenig weiter nach hinten als die Drüse 3, was sehr bemerkenswert ist.

Es soll hier noch hinzugefügt werden, daß gewisse Arten der Untergattung *Arrhenurus* s. str. mit sehr kurzem Schwanze, z. B. *crassicaudatus* Kram., in der Lage von l_4 und l_5 von den oben behandelten Arten dieser Gruppe (*kjerrmani*, *pustulator*) stark abweichen und mit den *Micruracarus*-Arten übereinstimmen (Abb. 11 A).

Wir gehen jetzt zu den *Megaluracarus*-Arten über. Zwei verschiedene Arten, *A. mediorotundatus* Sig Thor und *A. caudatus* (Deg.) seien hier abgebildet (Abb. 10 A, B und C). In allem Wesentlichen ähneln sie einander und illustrieren sehr gut den bei dieser Untergattung vorhandenen

[1] Vgl. auch Lundblad 1929, Abb. 23—24, die die Kittdrüsenmündungen sowohl bei dieser Art wie bei *forpicatus* Neum. gut zeigen.

Typus. Die Lage von d_3—d_4 bietet nichts Eigentümliches dar, auch nicht die Lage der großen Kittdrüsen. Eigenartig ist dagegen die Orientierung der Drüsen 2, 3 und 4 längs den hinteren Seitenrändern des Anhanges. Es war auch schwer, diese Drüsen richtig zu homologisieren, denn sie liegen in beinahe gerader Linie, anstatt die charakteristische Viereckform einzunehmen, woran wir sonst gewöhnt sind, z. B. bei *A. pustulator*. Nach Untersuchung zahlreicher Formen bin ich zu der Auffassung ge-

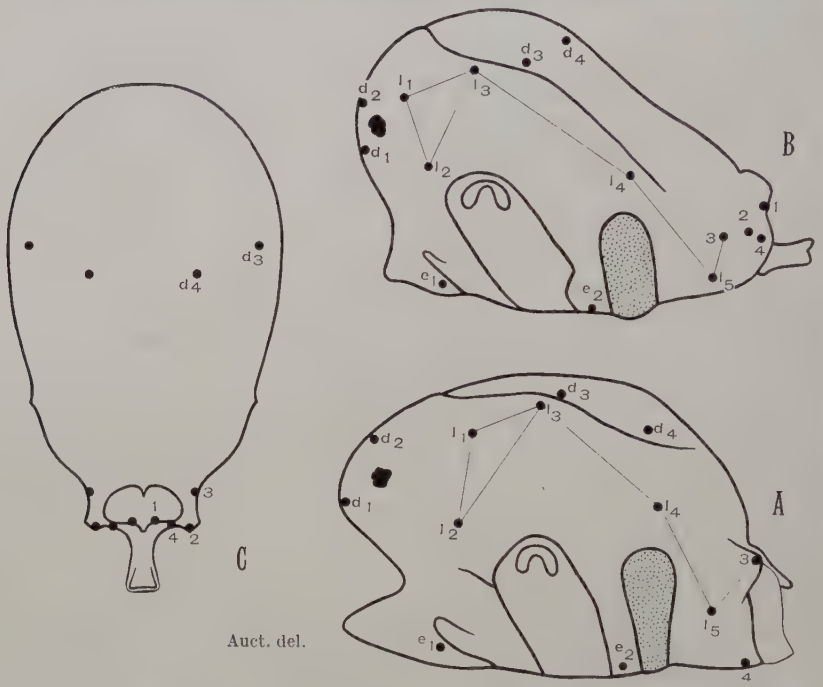


Abb. 11. A *Arrhenurus crassicaudatus* KRAM., ♂ von der Seite; B *A. subarcticus* LUNDBL., ♀ von der Seite; C Rückenschild derselben Art von oben. Bezeichnungen wie in der vorigen Abbildung. Das Tierchen B ist jung: die Drüsenmündung 2 ist im Verhältnis zu 1 noch nicht so weit nach hinten gerückt, indem die Anhangshörner nicht ganz ausgewachsen sind.

langt, daß die Drüse 3 (d. h. l_6) mit derjenigen Drüse homolog sein muß, die zuvorderst und ein wenig mehr ventral als die übrigen liegt. Diese Drüse ist daher in den Abbildungen mit 3 bezeichnet. Sowohl bei *caudatus* wie *mediorotundatus* sind die zum Exkretionsporus gehörigen Drüsen (d. h. 4) mehr dorsal gelegen als der Porus, besonders bei *mediorotundatus*. Wir finden hier also ein Verhältnis wieder, das an *Truncaturus* erinnert. Zwischen den beiden *Megaluracarus*-Arten besteht übrigens die Verschiedenheit, daß der Porus bei *caudatus* am äußersten Schwanzende zwischen den beiden Vorsprüngen, bei *mediorotundatus* aber ventral vor dem Ende liegt. Auch konnte ich bei *caudatus* das Vorhandensein eines

deutlichen, wenn auch kleinen Petiolus feststellen, bei *mediorotundatus* nicht.

Kehren wir aber zu den Drüsen zurück! Die Lage von l_1—l_3 ist dieselbe wie bei *A. globator* und l_4 steht in der Verlängerung der Genitalplatten schief nach vorn-oben, jedoch weiter von den Platten entfernt als beim *globator*-Männchen und der Rückenbogenfurche weit mehr genähert. Diese Furche biegt bei *caudatus* und *mediorotundatus* kaudal ventralwärts um, ohne, wie bei *globator*, als eine „Seitenlinie" zu verlaufen.

Unter den *Megaluracarus*-Arten gibt es also wenigstens zwei besondere Typen, die untereinander ziemlich stark abweichen. Der Unterschied besteht hauptsächlich darin, daß bei dem einen Typus (*globator*) die Drüsen 2 und 4, von hinten gesehen, im Viereck stehen, mit dem Exkretionsporus zwischen den vierten, bei dem anderen (*caudatus*, *mediorotundatus* u. a. m.) dagegen einen gemeinsamen Bogen mit der Konkavität nach oben bilden, was dadurch zustande gebracht worden ist, daß die Drüsen 4 nach oben zwischen die Drüsen 2 hinaufgerückt sind.

Schließlich möchte ich noch eine stark abweichende Art der Untergattung *Arrhenurus* s. str. besprechen, nämlich *A. subarcticus* Lundbl. Die Homologisierung der Drüsen bei dieser Art ist sehr schwierig. Habituell und beim ersten Blick scheint ja diese Art (vgl. Abbildung bei Lundblad 1917, Taf. I, Abb. 1) ein typischer *Arrhenurus* s. str. zu sein. Sowohl der bei dieser Untergattung immer vorhandene Petiolus wie die Anhangshörner sind ausgebildet. Die letzteren sind aber kurz und klein, am Ende quer abgeschnitten und dadurch von einer sehr abweichenden und eigentümlichen Gestalt. Eine Untersuchung der Hautdrüsen ergibt, soviel ich sehe, daß diese Hörner nicht mit den Hörnern anderer *Arrhenurus*-Arten homolog sind. Bei diesen nämlich mündet immer die Drüse 3 an der äußersten Spitze der Anhangshörner. Es scheint aber bei *A. subarcticus* die Drüse 2 zu sein, die am Ende der Hörner mündet, wie mir bei Seitenansicht der Milbe am wahrscheinlichsten vorkommt. Die vorderen Lateroglandularia (l_1—l_3) bilden das bekannte Dreieck (Abb. 11 B). Das l_4 steht oberhalb der Genitalplatten und das l_5 hinter den Platten, sehr weit ventral verschoben, etwa wie bei den *Megaluracarus*-Arten. In diesen Merkmalen herrscht also auch mit *A. crassicaudatus* Übereinstimmung, nicht aber mit den anderen *Arrhenurus* s. str.-Arten. Das l_6, also die Drüse 3, nimmt dieselbe tiefe Lage ein wie bei gewissen anderen Arten, z. B. *Truncaturus*, *A. crassicaudatus* und den *Megaluracarus*-Arten; die Identifizierung der übrigen Drüsen ergibt sich dann ungezwungen in der in Abb. 11 B dargestellten Weise. In Profilansicht erhebt sich als mächtiges Kissen der Wulst, an dessen Hinterrande die großen Kittdrüsen münden. Diese Drüsen sind ja immer sowohl an ihrer Lage wie ihrer Größe leicht kenntlich. Besser sieht man sie von oben (Abb. 11 C), wobei auch die überaus eigentümliche Orientierung der Anhangsdrüsen bei dieser

Art hervortritt. Sie erinnert am meisten an die bei gewissen *Megalura-carus*-Arten, z. B. den hier abgebildeten *A. mediorotundatus* und *A. caudatus* (Abb. 10 A und 10 B).

Als wichtiges Resultat dieser vergleichenden Untersuchung der Hautdrüsen bei den *Arrhenurus*-Arten hat sich also ergeben, daß sich gewisse Drüsen beim Männchen um das Anhangsende konzentriert haben, nämlich die Drüsen 1, 2, 3 und 4, wo sie einen eigenartigen Drüsenkomplex gebildet haben. Bei den Weibchen dagegen sind alle Hautdrüsen und ihre Mündungen gleichmäßig über die Körperoberfläche verteilt. Die Ursache dieser Verlagerung der fraglichen Drüsen wie auch der Entwicklung des Schwanzanhanges, des Petiolus, des hyalinen Häutchens, der Rücken- und der Anhangshöcker ist zweifellos die, daß alle diese Organe in den Dienst der Paarung getreten sind.

Auct. phot.

Abb. 12. *Arrhenurus mediorotundatus* SIG THOR. ♂. Horizontalschnitt durch den Hinterteil des Körpers und den Anhang. *E* Exkretionsorgan; *DM* dorsoventraler Muskel; *1–4* Anhangsdrüsen; d_4 Dorsoglandulare 4; l_4 Lateroglandulare 4.

Vor kurzem (1929a) publizierte ich in dieser Zeitschrift meine Beobachtungen über die Paarung und Begattung bei einigen *Arrhenurus*-Arten, *A. globator* (O. F. MÜLL.) und *A. stecki* KOEN., wobei festgestellt wurde, daß in beiden Fällen — wie auch in einem dritten Falle (*A. forpicatus* NEUM.) — das Männchen mit seinem Schwanzende das Weibchen sozusagen einfing und mit Hilfe eines Sekretes dort in schiefer Lage festkittete. Es unterliegt keinem Zweifel, daß dabei die Drüse 1 die Hauptrolle spielt. Diese Drüse ist die große Kittdrüse des Anhangs. Wir sehen diese Drüse am besten auf den Abb. 12—17. Ich vermute aber, daß auch die anderen Drüsen am Schwanzende, also 2, 3 und 4, durch ihr Sekret zur Festheftung beitragen. Die Verschiebung der Mündungen dieser Drüsen nach hinten scheint mir dafür zu sprechen, daß ihnen eine gewisse Bedeutung bei der Verankerung zuzusprechen ist, daß sie zum Verankerungsapparat gehören und in irgendeiner Weise die

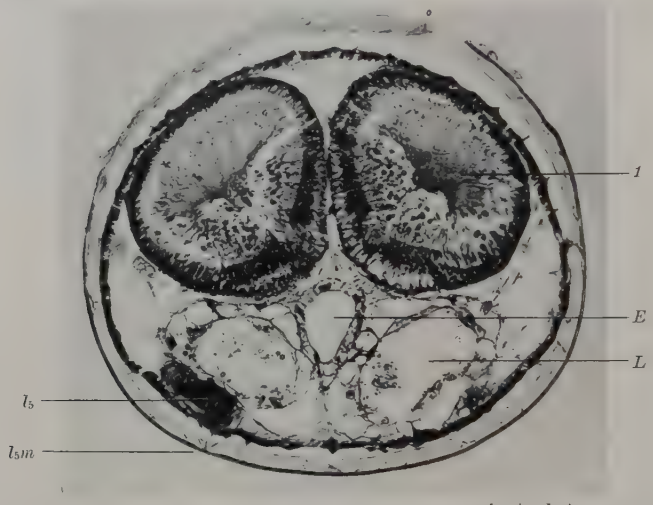
Funktion der Drüse 1 erhöhen. Alle diese Drüsen (2, 3, 4) sind bei *A. mediorotundatus* von ungefähr derselben Größe (Abb. 12). Die Drüse 2 mündet ein wenig mehr dorsal als 3 und 4 (vgl. Abb. 10 A). Auch die histologische Beschaffenheit der drei Drüsen scheint nicht allzusehr verschieden zu sein.

Die Drüse 1 ist von Sekretkörnern ganz gefüllt. Es ist eigentümlich zu finden, daß Thon (1900, Abb. 2 ad_2, Abb. 6 links; S. 123) diese Drüse als eine zusammengesetzte, tubulöse Drüse beschreibt und abbildet, ganz ohne zentralen Hohlraum. In der Tat sieht die Drüse ganz anders aus. Es handelt sich nämlich um eine azinöse Drüse, in welcher die kleinen Drüsenzellen einschichtig einen großen, zentralen Hohlraum umgeben, der von einer mächtigen Sekretmasse angefüllt ist. Die Drüse sieht also wie ein großer, hohler Sack aus. Von der Wand des Sackes wird das Sekret in der Form von langen, roten Stäbchen oder Tröpfchen abgesondert, die ins Innere der Drüse hineinragen und in der Mitte des Hohlraumes ihre Individualität verlieren, indem sie sich zu einer homogenen Sekretmasse vereinigen. Wie Thon zu seiner Auffassung gekommen ist, verstehe ich nicht. Vielleicht kann der Drüsenbau bei anderen Arten eine andere sein als der von mir soeben geschilderte, aber bei der von Thon untersuchten Art, *A. globator*, den auch ich anatomisch studiert habe, ist der Bau ganz derselbe wie bei *A. mediorotundatus*.

Abb. 13. *Arrhenurus mediorotundatus* Sig Thor. ♂. Horizontalschnitt durch den Hinterteil des Körpers und den Anhang. *1* die große Kittdrüse, mit ihrer Mündung *1m*; *2* eine andere Anhangsdrüse; d_1 Dorsoglandulare 4.

Bei *A. globator* weicht der Bau der Anhangsdrüsen sehr von *A. mediorotundatus* ab. Es kommen nämlich zwei verschiedene Typen vor, wie aus den Abb. 15, 16 und 17 ersichtlich ist. Zwar ist die große Kittdrüse ähnlich wie bei *mediorotundatus* gebaut. Es handelt sich also um eine große, azinöse Drüse, die aus einer sehr großen Menge Sekretzellen aufgebaut ist und ein weites Lumen hat. Der von Thon abgebildete Sammel-

kanal und die langen, schmalen, Sekret absondernden Schläuche fehlen also ganz. Die Drüsen 3 und 4 sind wesentlich kleiner, besitzen aber denselben Aufbau (Abb. 16 und 17). Dagegen weist die Drüse 2 ein ganz anderes Aussehen auf (Abb. 15, 16 und 17). Der Inhalt dieser Drüse färbt sich stark rot und ist sehr feinkörnig, ganz homogen, wie das besonders aus der Abb. 16 deutlich hervorgeht. Die Drüse ist azinös, ohne zentralen Hohlraum und besteht aus sehr wenigen Zellen, deren Grenzen sehr bald in der Mitte der Drüse verschwinden. Ähnliche Drüsen kommen mehrere bei dieser Art vor, ja, die meisten Hautdrüsen sind von diesem Typus. Die Drüse 2 bei *A. globator* ist weit größer als die Drüsen 3 und 4.



Auct. phot.

Abb. 14. *Arrhenurus mediorotundatus* Sig Thor. ♂. Querschnitt durch den mittleren Teil des Schwanzanhangs in der Region der Drüse l_5. Stärker vergrößert als die Abb. 12—13. *E* Exkretionsorgan; *L* Lebermagen; *1* die große Kittdrüse; l_5 Lateroglandulare 5, mit seiner Mündung l_5m.

Sowohl bei *A. mediorotundatus* wie *A. globator* ist die Kittdrüse von riesiger Größe und nimmt einen sehr großen Teil des Schwanzanhanges ein (Abb. 14).

Die meisten anderen Hautdrüsen bei *A. mediorotundatus* sind weit kleiner als die Drüse 1. In den hier reproduzierten Mikrophotographien sind nur einige wenige dieser Drüsen sichtbar, nämlich d_1, d_3, l_1, l_3, l_4 und l_5. Es gibt aber noch eine Drüse, die zu riesigen Dimensionen entwickelt worden ist und die sogar die Größe der Kittdrüse 1 erreicht, nämlich d_4 (Abb. 12, 13 und 25). Diese Drüse ist, wie aus der Abbildung deutlich hervorgeht, sack- oder blasenförmig, azinös; im Zentrum sehen wir eine einheitliche Sekretmasse angehäuft, während in der Peripherie die einzelnen Sekrettropfen noch deutlich erkennbar sind.

Thon hat in seiner Abhandlung vorgeschlagen, diese beiden Drüsenpaare, d. h. d_4 und d_5 (= 1) Nordenskiöldsche Drüsen zu nennen. Den Vorteil dieses Vorgehens sehe ich nicht ein. Es handelt sich nämlich nicht um zwei zu demselben Komplex gehörende Drüsen, denen eine gemeinsame Aufgabe zukommt.

Durch meine Studien über *A. globator* und *A. mediorotundatus* kann ich nämlich ganz bestimmt die Auffassung von der Drüse d_4 als für die Paarung bei diesen Arten von irgendwelcher Bedeutung ablehnen. Wie gesagt, ist die fragliche Drüse bei *mediorotundatus* zwar sehr groß, jedoch tritt die Drüsenmündung während der Paarung mit dem weiblichen Körper in keine Berührung (vgl. Abb. 26; die Paarung zwischen zwei

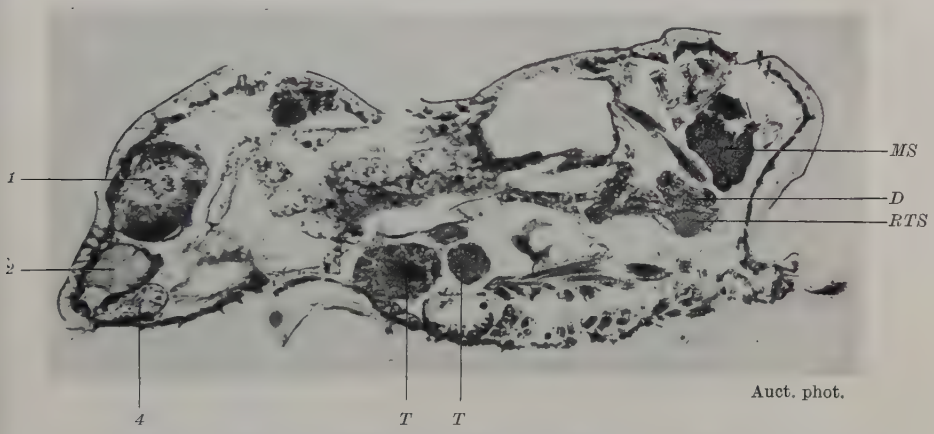
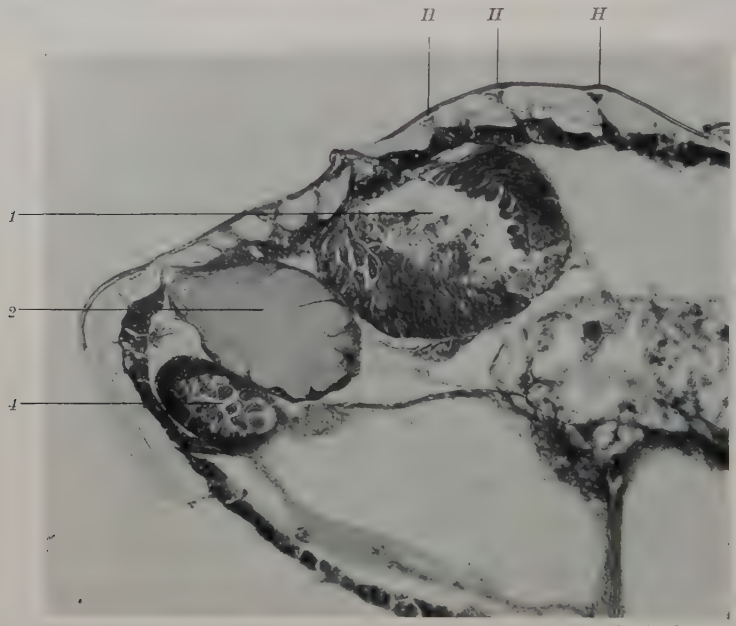


Abb. 15. *Arrhenurus globator* (O. F. Müll.). ♂. Lateraler Sagittalschnitt. *MS* mediane Speicheldrüse; *RTS* Reservoir der tubulösen Speicheldrüse; *T* Testes; *1—2*, *4* Anhangsdrüsen; *D* eine der kleineren Speicheldrüsen (vgl. Abb. 21 und 24).

Tierchen verschiedenen Geschlechts bietet keine prinzipielle Abweichung dar). Auch für die von mir genau untersuchte Paarung bei *A. globator* gilt dasselbe (über die Stellung vgl. Lundblad 1929a; mit Abb. 8 C verglichen ist leicht ersichtlich, daß d_4 nicht mit dem Weibchen in Berührung kommt). Nun kommt aber als besonders wichtiges und ganz entscheidendes Moment hinzu, daß diese Drüse, entgegen Thons Behauptung, beim *globator*-Männchen *nicht* vergrößert worden ist! Sie ist nämlich eine ganz kleine, normale Hautdrüse geblieben. Thons Darstellung in diesem Punkte — er hat ja eben *globator* als Typus seiner ersten Entwicklungsreihe (d. h. *Megaluracarus*) gewählt und ausführlich beschrieben, wie bei dieser Art zwei Drüsenpaare vergrößert worden seien[1] —, wie auch in

[1] Er sagt (a. a. O., S. 123): „Bei den Formen dieses (ersten) Typus liegen im Körperanhange vier Drüsenpaare, von denen zwei in accessorische Drüsen schon definitiv, wie bei den übrigen Formen, umgewandelt und differenziert sind, die

einigen anderen, ist also ganz irreführend. Eine eingehende Beschäftigung mit Thons Abhandlung hat sie, entgegen meiner früheren Vermutung, als in gewissen Punkten wenig glaubenswürdig und unkritisch herausgestellt. Übrigens hat mir die Thonsche Arbeit durch ihre unklare Formulierung viel Kopfzerbrechen verursacht und ich bin noch nicht ganz sicher, daß es mir gelungen ist, die Meinung Thons in allen Fällen richtig herauszufinden. Ohne eigene, anatomische Untersuchung der betreffenden Tierchen war das überhaupt unmöglich. Ich habe daher *A. globator* an Schnittserien studiert. Von zwei Paaren veränderter Haut-



Auct. phot.

Abb. 16. *Arrhenurus globator* (O. F. Müll.). ♂. Lateraler Sagittalschnitt durch die Anhangsdrüsen. *1—2, 4* die in der Anhangsspitze mündenden Hautdrüsen; *H* Hypodermispapillen.

drüsen im Schwanze bei dieser Art finde ich aber keine Spur: nur ein Paar, die Drüse 1, ist vorhanden.

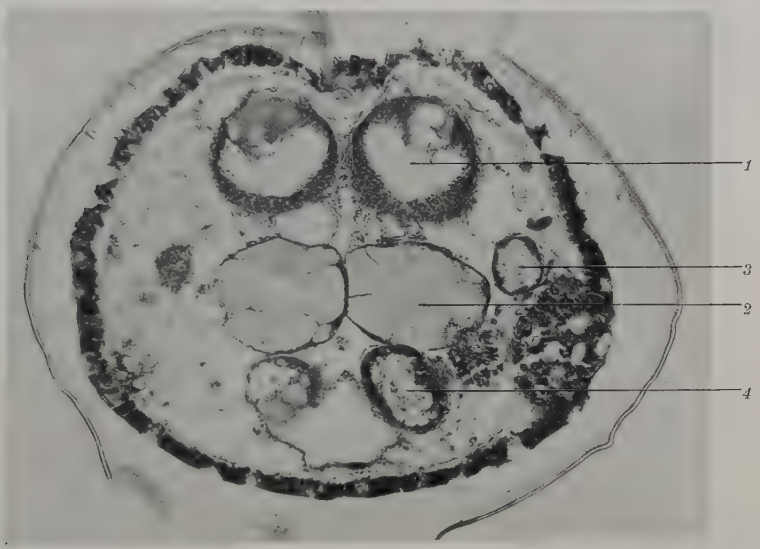
Wir finden also, daß bei *A. globator* das vordere Paar der Nordenskiöldschen Drüsen keine besondere Entwicklung erlangt hat. Daher verdienen sie auch meines Erachtens keines besonderen Namens. Dagegen scheint, nach Thon, bei *Arrhenurus* s. str. d_4 etwa dieselbe Größe zu haben wie d_5 und soll in den Rückenhöckern liegen. Dort kann also eine gemeinsame Benennung dieser beiden Drüsenpaare vielleicht am

anderen zwei Paare befinden sich dann im Stadium der Umänderung." „Bei den Formen der ersten phylogenetischen Reihe sind diese vier accessorischen Drüsen von runder Form und füllen zwei Drittel des Körperanhanges aus."

Platze sein. Es wäre aber vielleicht besser, für die hinteren Drüsen, also die großen Kittdrüsen, allein der Name Nordenskiöldsche Drüsen zu reservieren, falls nun wirklich ein besonderer Name nötig ist, was mir kaum wahrscheinlich dünkt.

Wie unrichtig die Thonsche Darstellung ist, geht schon daraus hervor, daß Thon sich dahin äußert, daß bei *A. globator* vier Drüsenpaare vorhanden sein sollen. In der Tat sind es sechs Paare, nämlich 1, 2, 3, 4, d_4 und l_4.

Wie es sich mit der Bedeutung des d_4 für die Paarung bei den Petiolus tragenden Arten verhält, weiß ich nicht. Auch ist es nicht festgestellt, ob



Auct. phot.

Abb. 17. *Arrhenurus globator* (O. F. Müll.). ♂. Querschnitt durch das Anhangshinterende. *1—4* die in der Anhangsspitze mündenden Hautdrüsen.

diese Drüse bei allen diesen Arten vergrößert ist. Möglich ist allerdings, daß sie bei gewissen Arten von Bedeutung sein könnte, jedoch glaube ich das kaum. Ich habe die Paarung der mit Petiolus ausgestatteten Arten nicht näher studiert, aber eine Berührung des Rückenhöckers, wo die Drüse mündet, mit dem weiblichen Bauche ist unwahrscheinlich. Ist die Behauptung Nordenskiölds und Thons, daß der Petiolus in die Vagina eindringe, richtig, dann ist die direkte Berührung nicht nur unwahrscheinlich, sondern unmöglich. Die Behauptung ist aber der Prüfung bedürftig.

5. Die Speicheldrüsen.

Die Hydracarinen führen ein räuberisches Leben. Sie bewältigen oft Tierchen, die größer sind als sie selbst und welche sie aussaugen. Sie be-

sitzen, wie schon bemerkt, keine Analöffnung und nehmen auch nur flüssige Nahrung auf. Daraus erklärt sich die überaus mächtige Entwicklung der Speicheldrüsen, die bei Verflüssigung der Nahrung sicher eine große Bedeutung haben. Die Verdauung findet bei diesen Tierchen teilweise schon vor dem Munde statt, wie bei gewissen Insektenlarven, z. B. *Dytiscus*, und man findet auch, daß sie die kleine Beute, z. B. Kopepoden, vollkommen aussaugen, ohne sie in ihren Mund einzuführen. Auch scheint es mir äußerst wahrscheinlich, daß das Sekret gewisser Drüsen toxisch wird und die Beute betäubt. Jedoch ist das noch nicht mit voller Sicherheit bewiesen.

Von Munddrüsen fand Schaub (1888) bei *Hydryphantes dispar*, wie früher schon Croneberg (1878) bei *Eylais extendens*, drei Paare, nämlich teils ein tubulöses Paar, teils zwei azinöse. Von den letzteren liegt lateral die von Schaub (l. c. S. 146) als „große, dorsale Munddrüse" bezeichnete Drüse, median die „kleine, vorn am Nervenzentrum liegende Munddrüse".

Der nächste Verfasser auf dem anatomischen Gebiete, Michael (1895), fand bei seiner Untersuchung von *Lundbladia petrophila* (Mich.) ebenfalls drei Paare, außer der tubulösen Drüse „the reniform or kidney-shaped gland", welche Michael wegen der lateralen Lage mit der großen Drüse Schaubs identifiziert, trotzdem sie bei *Lundbladia* ein wenig kleiner als die andere Drüse ist, „the quadrate gland", die median liegt, gegen die der anderen Seite gepreßt, und welche daher der kleinen Drüse Schaubs entspricht. Eine Eigentümlichkeit der nierenförmigen und viereckigen Drüsen bei Michaels Art soll, nach Michael, die sein, daß beide zwei Ausführungsgänge besitzen.

Außerdem fand Michael eine sehr kleine „azygous sausage-shaped gland" und eventuell noch eine Drüse in unmittelbarer Nähe der nierenförmigen Drüse. Hinsichtlich der letzteren ist er nicht ganz sicher, ob es sich um eine besondere Drüse handle, er hat nämlich nur den Ausführungsgang und die kleine, rundliche Drüse, nicht aber die Verbindung beider beobachtet.

Pollock (1898) hat die Munddrüsen bei *Hydrachna* behandelt, da aber diese Gattung so sehr von *Arrhenurus* abzuweichen scheint, kann ich sie ohne eigene Untersuchungen mit dieser hier nicht vergleichen.

Schließlich hat Thor diese Drüsen bei verschiedenen Acarinenformen (auch Landmilben) besprochen und versucht, die Drüsen der verschiedenen Autoren miteinander zu homologisieren. Thor hat aber zu wenige Gattungen untersucht und macht zu kurze Angaben über den Bau und die Lage der von ihm gefundenen Drüsen. Auf Grund dieser Untersuchungen allein ist es unmöglich, eine sichere Homologisierung der Drüsen durchzuführen. Wir wissen auch nicht, ob alle der von Thor unterschiedenen sieben Drüsenpaare stets vorhanden sind. Thor selbst gibt an, daß das wahrscheinlich nicht der Fall ist.

Thor hat übrigens eine Homologisierung vorgeschlagen, die wahrscheinlich unrichtig ist. Es dürfte nämlich die von Michael vorgenommene Identifizierung seiner Drüsen mit denen von Schaub richtig sein, indem in der Kopfregion sowohl bei *Panisus*, *Lundbladia* wie *Hydryphantes* vier große Drüsen liegen. Für die Richtigkeit seiner Annahme spricht wohl auch, daß *Panisus*, *Lundbladia* und *Hydryphantes* nahe verwandt sind und alle der Familie *Hydryphantidae* angehören. Da bei mehreren der von mir untersuchten Hydracarinengattungen, darunter *Arrhenurus*, ebenfalls vier große, sofort in die Augen fallende Munddrüsen in der Kopfregion liegen, liegt ja bis auf weiteres die Annahme am nächsten, daß diese Drüsen bei den verschiedenen Gattungen wirklich homolog sind. Es liegt vorläufig kein Grund vor, die Verhältnisse in anderer Richtung zu deuten. Auch dürften wohl die tubulösen Drüsen, wie auch die unpaare, mediane kleine Drüse, bei allen Gattungen dieselben Bildungen darstellen. Dagegen ist die Identifizierung der kleineren Drüsen schwieriger und eben hier liegen meines Erachtens hinreichende Untersuchungen nicht vor, um über bloße Vermutungen hinauszukommen.

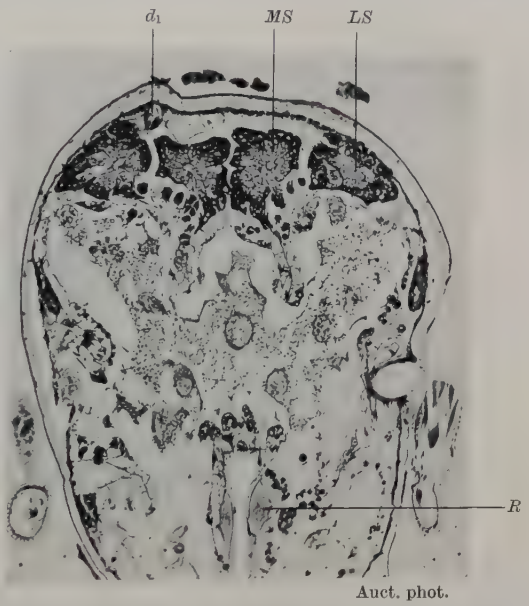
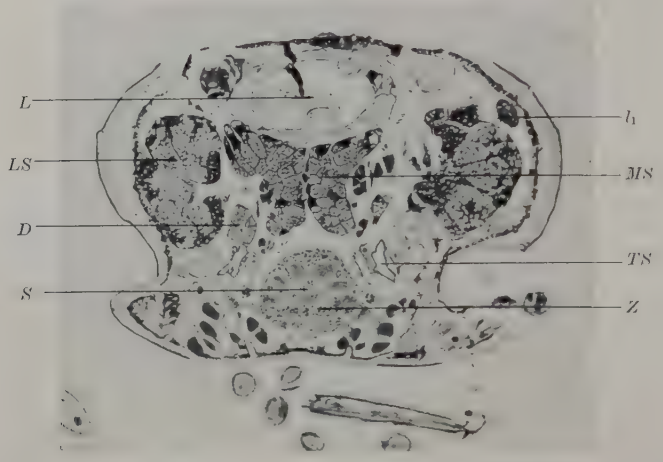


Abb. 18. *Arrhenurus mediorotundatus* Sig Thor. ♂. Horizontalschnitt durch den Vorderteil des Körpers. *LS* laterale, *MS* mediane Speicheldrüse; *R* Zentralorgan; d_1 Dorsoglandulare 1.

Wie gesagt, hat Thor sieben verschiedene Drüsen unterschieden (bei *Rhyncholophus* und *Erythraeus* als Prototypen). Die erste Drüse ist die schlauchförmige. Das zweite Paar nennt er *Glandulae reniformes* und identifiziert es mit Michaels „reniform glands". Wenn nun aber Thor mit seinen *Glandulae reniformes* dieselben Drüsen meint, die Michael „reniform glands" nennt, so müssen selbstverständlich die lateralen Drüsen Schaubs auch damit identisch sein. Warum Thor hier ein Fragezeichen setzt, ist unverständlich. Noch eigentümlicher aber ist, daß Thor die von Schaub sowohl beschriebenen wie abgebildeten medianen Drüsen mit seinem fünften Paare identifiziert. Die fraglichen Schaubschen Drüsen sind ja dieselben, die Michael „quadrate glands" nennt und

welche Thor als mit seinen *Glandulae dorsales anteriores* identisch ansieht, d. h. mit seinem dritten Paare. Da Thor keine vergleichende Untersuchung ausgeführt hat um die Homologien zu klären und gar keine Motivierung seiner Ansicht vorgebracht hat, kann ich mich derselben nicht ohne weiteres anschließen. Es liegt näher anzunehmen, daß die medianen Drüsen bei Michael und Schaub identisch sind und wohl daher auch dieselben Drüsen sind, die Thor als drittes Paar bezeichnet. Aber die Thorsche Beschreibung dieser Verhältnisse ist nicht ganz klar und es ist wohl zweifelhaft, ob er alle die bei verschiedenen Formen von ihm gefundenen Drüsen richtig homologisiert hat, denn er sagt, daß die-



Auct. phot.

Abb. 19. *Arrhenurus mediorotundatus* Sig Thor. ♂. Querschnitt durch den Vorderkörper. *MS* mediane; *LS* laterale; *TS* tubulöse Speicheldrüse (Reservoir); *D* ein viertes Paar von Speicheldrüsen; *L* Lebermagen; *S* Speiseröhre; *Z* Gehirn; l_1 Lateroglandulare 1.

selbe Drüse sowohl in der Größe und Form wie in der Lage bedeutenden Variationen unterworfen sein kann. Worin liegt unter solchen Verhältnissen das Kriterium einer richtigen Identifizierung? Die Antwort dieser Frage sucht man in der Thorschen Abhandlung vergebens.

Wie gesagt, ist es noch zu früh, die Drüsen der verschiedenen Formen zu homologisieren. Das gilt namentlich von den kleineren Drüsen, die in vielen Fällen übersehen worden sein dürften. Ich werde daher nicht versuchen, alle diese Drüsen bei *Arrhenurus* mit den Thorschen Drüsen zu homologisieren, sondern beschränke mich darauf, die Drüsen zu erwähnen. Thor hat ja auch die Numerierung an *Rhyncholophus* und *Erythraeus* begründet, Gattungen, die ich anatomisch nicht kenne, und die zwar zu den *Prostigmata*, nicht aber zu den *Hydracarina* gehören.

Bei *Arrhenurus mediorotundatus* habe ich vier sichere Drüsenpaare

mit ihren Ausführungsgängen feststellen können, außerdem noch einige andere, die später erwähnt werden sollen.

Vorn in der Kopfregion liegen lateral zwei sehr große, im Querschnitt nierenförmige Drüsen und median zwei ebenfalls große, jedoch etwas kleinere, mehr oder weniger viereckige Drüsen (Abb. 19). Diese sind mit MICHAELS „quadrate salivary glands" (und THORS „*Glandulae dorsales anteriores*"), jene mit MICHAELS „kidney-shaped, salivary glands" (und THORS „*Glandulae reniformes*") (MICHAEL 1895, THOR 1903) homolog. Sie scheinen auch etwa dieselbe Lage einzunehmen wie bei der von

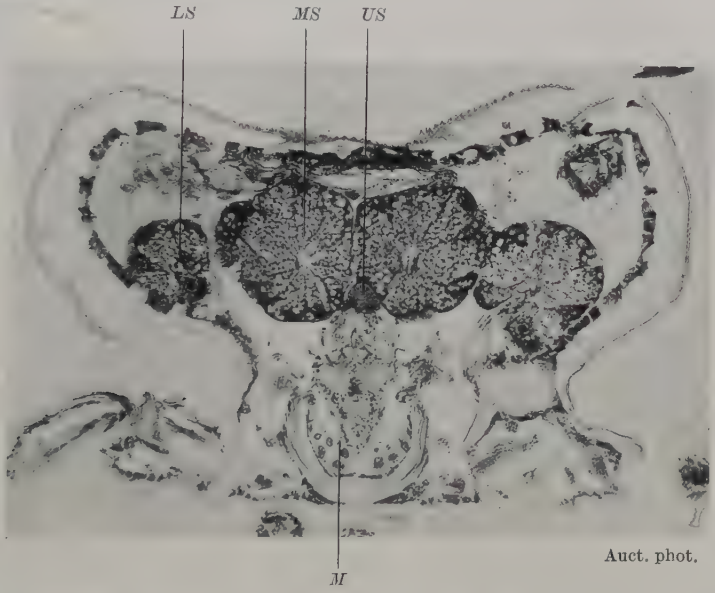


Abb. 20. *Arrhenurus globator* (O. F. MÜLL.). ♂. Querschnitt durch den Vorderteil des Körpers. *M* Maxillarorgan; *LS* laterale; *MS* mediane Speicheldrüse; *US* mediane, unpaare Speicheldrüse (*Glandula trachealis impar*).

MICHAEL untersuchten Art, *Lundbladia petrophila* (MICH.). Auch zwei tubulöse Drüsen sind vorhanden; sie entsprechen den „tubular salivary glands" von MICHAEL und den „*Glandulae tubulares*" von THOR (Abb. 2, 4 und 19 *TS*).

Die Zellen der lateralen Drüse sind sehr groß, konisch. Am Hilus entspringt der kurze Ausführungsgang. Dieser Gang vereinigt sich mit dem Ausführungsgange der beiden anderen großen Drüsen, d. h. dem der medianen und der tubulösen Drüse derselben Seite, so daß jederseits ein gemeinsamer Ausführungskanal der Speicheldrüsen zustande gebracht wird.

Die tubulösen Drüsen sind sehr langgestreckt. In der Nähe des Vorderteiles des Gehirns und etwas weiter nach vorn erweitert sich der

schlauchförmige Drüsenkanal blasenförmig zu einem weiten Raum, der wohl als Behälter diene (Abb. 19). Nach hinten geht dieser Behälter in ein feines, aber dickwandiges Rohr über (Abb. 2, 4), das sich aber nicht weiter nach hinten erstreckt als bis zu der Region, wo das Gehirn aufhört und der Testikel beginnt. Dort geht das gerade, in der Längsrichtung des Tierchens verlaufende Rohr in den stark geschlängelten Teil der Drüse über. Dieser Teil erstreckt sich weit nach vorn, so daß er in denselben Schnitten wie der soeben genannte, gerade Rohrteil zu sehen ist (Abb. 2). Der geschlängelte Teil liegt dorsal und median vom geraden und ist in der ventralen, hier verdickten und gefalteten Darmwand eingelagert. Die Verbindung mit dem Darme ist eine sehr innige, indem der einen Rohrknäuel bildende Kanal die Darmzellen in die Darmhöhle hervorstülpt, so daß eine kissenförmige Erhebung gebildet wird. Längs gewissen Strecken des Rohres sind die Darmzellen sehr niedrig, so daß die trennende Wand zwischen Darmhöhle und Drüsenkanal sehr dünn wird. Der geschlängelte Teil erstreckt sich nach hinten bis in die Region des sogenannten Zentralorgans (siehe weiter unten!). Die Stelle, wo der geschlängelte Teil blind endet und die also das innere Ende der Drüse repräsentiert, läßt sich an Schnittserien nicht feststellen. Zur Lösung dieses Problems wäre wohl Mikrodissektion erforderlich.

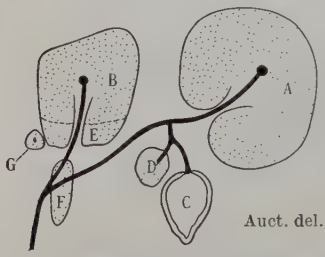


Abb. 21. Schema der Speicheldrüsen bei *Arrhenurus mediorotundatus* Sig Thor. *A* laterale, nierenförmige Drüse; *B* mediane, viereckige Drüse; *C* Querschnitt durch das Reservoir der schlauchförmigen Drüse; *D* und *F* kleinere Drüsen; *E* besondere Abteilung der Drüse *B*; *G* mediane, unpaare Drüse.

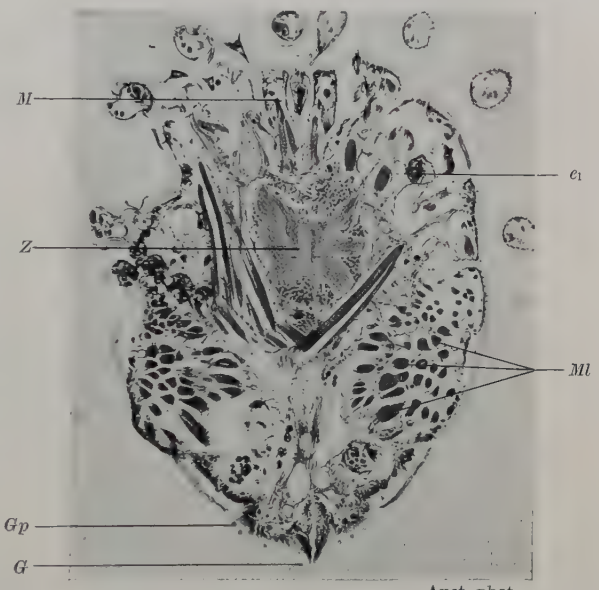
Die tubulösen Speicheldrüsen werden von Thor (1903), wahrscheinlich mit Recht, als emanzipierte Malpighische Gefäße angesehen. Ganz übereinstimmend gebaute, schlauchförmige Drüsen finden sich nämlich bei gewissen anderen Acarinen (Uropodiden und Gamasiden), bei welchen sie in den Enddarm einmünden und also unzweideutige Malpighische Gefäße sind. Selbstverständlich müssen wir auch das proktodeale Exkretionsorgan als umgewandelte Malpighische Gefäße betrachten, was Thor auch tut, aber auch der Enddarm nimmt wohl an seinem Aufbau Teil. Die tubulösen Drüsen sondern nach Thor wahrscheinlich ein giftiges Sekret ab. Er hat in denselben Flimmerhärchen entdeckt, was für ihre Homologie mit Malpighischen Gefäßen spricht; ich habe solche Härchen nicht nachweisen können, aber ich gebe zu, daß schon die Gestalt der Drüse an die der Malpighischen Gefäße stark erinnert.

Außer den bisher besprochenen Drüsen habe ich auch eine paarige, relativ kleine Drüse entdeckt, die zwischen den medianen und lateralen und unmittelbar oberhalb des Reservoirs der tubulösen Drüse liegt. Der Ausführungsgang steht mit dem der tubulösen Drüse in Verbindung (Abb. 19 *D*).

In der Medianlinie habe ich eine kleine, unpaare Drüse entdeckt, die sicherlich der unpaaren Drüse anderer Autoren entspricht (*Glandula trachealis impar* Thor) (Abb. 1, 20). Einen Ausführungsgang konnte ich nicht mit voller Sicherheit feststellen.

Außerdem habe ich jederseits eine andere kleine, in dorsoventraler Richtung ausgezogene, aus länglichen Zellen bestehende Drüse gefunden, die weit vorn liegt. Den Ausführungsgang konnte ich nicht finden (Abb. 21 *F*).

Schließlich ist noch zu erwähnen, daß der ventrale Teil der medianen Drüse bei mehreren von mir untersuchten *Arrhenurus*-Arten eine etwas andere Farbe annimmt, so daß vermutet werden könnte, daß er vielleicht eine selbständige Drüse repräsentiere. Einen Ausführungsgang habe ich nicht gesehen, dagegen glaube ich in gewissen Fällen einen besonderen, zentralen Sammelkanal dieses Drüsenteiles entdeckt zu haben. Vielleicht hat die mediane Drüse also zwei Ausführungsgänge. Michael fand bei *Lundbladia*, daß sowohl die medianen wie lateralen Drüsen zwei solche Gänge haben. Sowohl bei *A. mediorotundatus* wie *A. globator* scheinen die Speicheldrüsen übereinstimmend gebaut zu sein.



Auct. phot.

Abb. 22. *Arrhenurus mediorotundatus* Sig Thor. ♂. Horizontalschnitt durch den Ventralteil des Körpers. *M* Maxillarorgan; *G* Genitalöffnung; *Gp* Genitalplatte; *Ml* Muskeln für das 4. Bein; *Z* Gehirn; e_1 Epimeroglandulare 1.

6. Das Nervensystem.

Es soll nur kurz bemerkt werden, daß das Gehirn bei allen von mir untersuchten Arten dasselbe charakteristische Aussehen hat, mit den Ganglienzellen in der Peripherie; die zentrale Nervenfasermasse wird von der Speiseröhre durchbrochen (Abb. 1, 19). Die kräftigsten, vom Gehirn ausgehenden Nerven sind die Beinnerven, die in der Nähe des Ursprungsortes eine Dicke von etwa 22 μ erreichen (Abb. 22). Auch für die Genitalorgane zweigen kräftige Nerven ab.

7. Die Geschlechtsorgane.

Nur über die männlichen Organe sollen hier einige Bemerkungen gemacht werden. Thon bildet die Testes bei *A. globator* und *A. tricuspidator* (O. F. Müll.) (=*A. maximus* Piers.) ab (1900). Er hat vier Testes, die nie gleichgroß sind, gefunden. Die Richtigkeit hiervon kann ich, was *globator* angeht, vollauf bestätigen. Bei *globator* sind die Testes sehr scharf voneinander und von der Gonadenhöhle begrenzt (Abb. 24), bisweilen noch besser als in Thons Abb. 2. Bei *mediorotundatus* sind zwar auch vier Testes vorhanden, aber die Gonaden sehen ganz anders aus (Abb. 23). Der zentrale Hohlraum, die Gonadenhöhle, ist bei dieser Art im Verhältnis zu den davon wenig vorragenden und undeutlich abgesetzten Testes groß.

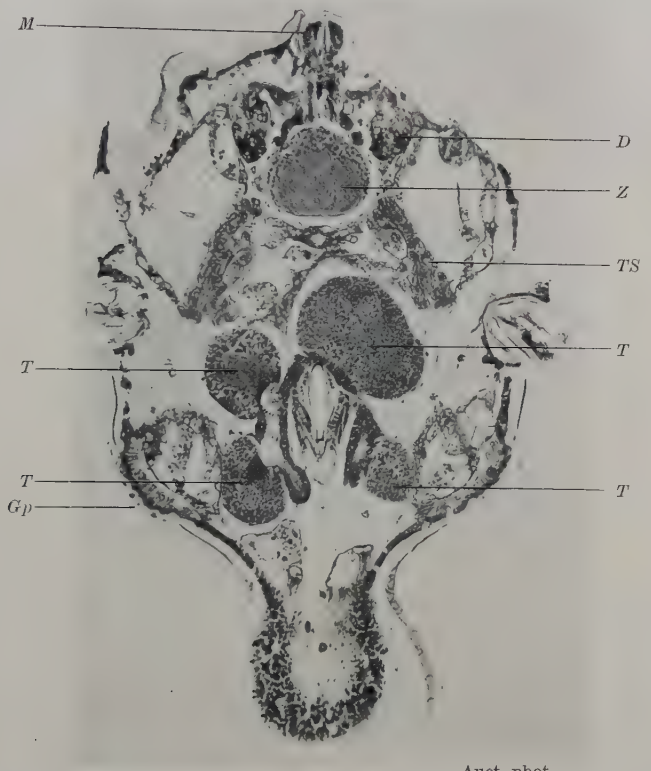
Auct. phot.

Abb. 23. *Arrhenurus mediorotundatus* Sig Thor. ♂. Horizontalschnitt durch die Testikelregion. *M* Maxillarorgan; *P* Penis; *PD* Dilatatoren des Pharynx; *T* Testes; *TS* tubulöse Speicheldrüse; *RTS* Reservoir der tubulösen Speicheldrüse; *Z* Gehirn.

Die Geschlechtsdrüse bei beiden Arten besteht also aus einer Gonadenhöhle, die vier Divertikel aussendet; das Epithel dieser Divertikel stellt den spermienabsondernden Teil dar. Der Ausführungsgang der Gonaden, die unmittelbar in der Penisnähe liegen, ist äußerst kurz, kaum unterscheidbar.

Dorsal von den Testikeln liegen die beiden von Michael, Thon und Thor bei verschiedenen Arten und Gattungen aufgefundenen „glands of unknown function", „rätselhafte, drüsenartige Organe" oder „organe central" genannten Bildungen (Abb. 5, 18 und 25). Es handelt sich darin — sie kommen in derselben Ausbildung bei allen von mir untersuchten *Arrhenuri*, Männchen wie Weibchen, vor — um ein paariges, kugeliges Organ, das immer eine sehr distinkte und charakteristische Färbung annimmt. Mit Hämatoxylin-Eosin färbt es sich rot mit sehr deutlichen, großen, runden, dunkelblauen Kernen. Es ist keinem Ver-

fasser gelungen, dieses bei den verschiedensten Hydracarinengattungen wiedergefundene Organ zu deuten. Thor (1903, S. 137) konnte es bei *Acercus*, *Piona*, *Atax*, *Neumania*, *Limnesia*, *Arrhenurus*, *Mideopsis*, *Megapus*, *Hygrobates*, *Diplodontus*, *Hydryphantes*, *Thyas*, *Euthyas*, *Panisus* und *Lebertia* nachweisen. Ich möchte hinzufügen, daß ich das Zentralorgan auch bei *Rivobates norvegicus* Sig Thor gefunden habe. Bezüglich



Auct. phot.

Abb. 24. *Arrhenurus globator* (O. F. Müll.). ♂. Horizontalschnitt durch die Testikelregion. *M* Maxillarorgan; *T* Testes; *Z* Gehirn; *Gp* Genitalplatte; *D* eine der kleineren Speicheldrüsen (vgl. Abb. 15 und 21); *TS* geschlängelter Teil der tubulösen Speicheldrüse.

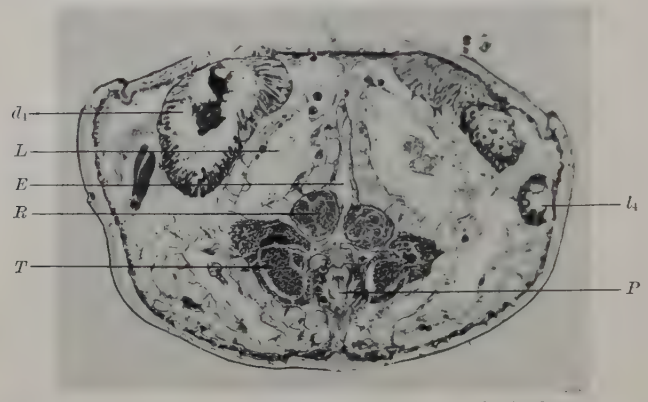
Sperchon squamosus Kram. kann ich mich nicht bestimmt aussprechen. Ich habe das Organ bei diesem nicht finden können, aber mein Material von dieser Art ist so dürftig, daß ich das Fehlen nicht bestimmt zu behaupten wage. Thor sagt aber, daß das Organ bei *Sperchon* und *Hydrachna* fehle. Dies scheint auch mir wahrscheinlich.

Es scheint also, als ob dieses Organ wirklich bei den meisten bisher daraufhin untersuchten Hydracarinen und in beiden Geschlechtern vorhanden wäre. Irgendeinen Ausführgang konnten weder Michael, Thon,

Thor noch ich feststellen. Ich kann die Angabe Thors bestätigen, daß das Organ in der Nähe von drei verschiedenen Organsystemen liegt, dem Exkretionsorgan, dem Darme und den Genitalorganen, was deutlich in meiner Abb. 25 zu sehen ist.

Das Organ liegt der Penishöhle so nahe, daß man sich sehr wohl eine direkte Einmündung in diese vorstellen kann. Ein langer Ausführgang kommt jedenfalls nicht vor. Daß wirs mit einer akzessorischen Genitaldrüse zu tun haben, ist meines Erachtens ganz klar. Ein „organe lumineux" — eine von Thor mehr nebenbei ausgesprochene Vermutung — kann es nicht sein, wohl auch nicht ein Organ der inneren Sekretion.

Ich habe schon früher (1929a, S. 717) die Vermutung ausgesprochen, dieses Organ könnte vielleicht den Spermienträger absondern. Ich kann



Auct. phot.

Abb. 25. *Arrhenurus mediorotundatus* Sig Thor. ♂. Querschnitt durch die Penisgegend. *E* Exkretionsorgan; *L* Lebermagen; *P* Penis; *R* Zentralorgan; *T* Testis; d_4 Dorsoglandulare 4; l_4 Lateroglandulare 4.

auch jetzt keine bessere Erklärung geben, aber ich betone nochmals, daß es sich um eine bloße Vermutung handelt. Das Vorhandensein dieses Organs auch bei Gattungen, die keinen Spermienträger absetzen, z. B. *Piona*, braucht nicht gegen meine Vermutung zu sprechen. Bei dieser Gattung sollen Spermatophoren abgesondert werden und es ist denkbar, daß die Hülle derselben vom Zentralorgan gebildet wird. Ebenso braucht die Existenz des Organs beim Weibchen kein Hindernis zu sein, denn es kann sehr gut in irgendeiner Weise mit der Bildung der Eischale oder der Kittmasse, in welcher die Eier eingebettet werden, in Zusammenhang stehen. Es würde gewiß eine dankbare Aufgabe sein, Gründe für oder gegen diese Vermutung durch histologische Untersuchungen der Drüsen vor und nach der Entleerung der Genitalprodukte oder in anderer Weise herbeizuschaffen. Es stand mir für diese kleine Untersuchung solch geeignetes Material nicht zur Verfügung.

Die zum äußeren Genitalorgan gehörenden Genitalplatten und Genitalnäpfe sollen hier nicht näher beschrieben werden (vgl. Abb. 22 und 24). Thor (1902a) hat den Bau der Näpfe schon beschrieben und abgebildet. Bekanntlich haben die Näpfe zu den merkwürdigsten Vermutungen hinsichtlich ihrer Funktion Anlaß gegeben. Unter anderem hat man angenommen, sie seien wirkliche Haftnäpfe, die mit dem Geschlechtsleben in Verbindung stehen. Das letztere ist ohne Zweifel richtig, das erstere aber grundfalsch. Nordenskiöld (1898) nahm an, daß sie ein das Weibchen anlockendes Sekret absondern.

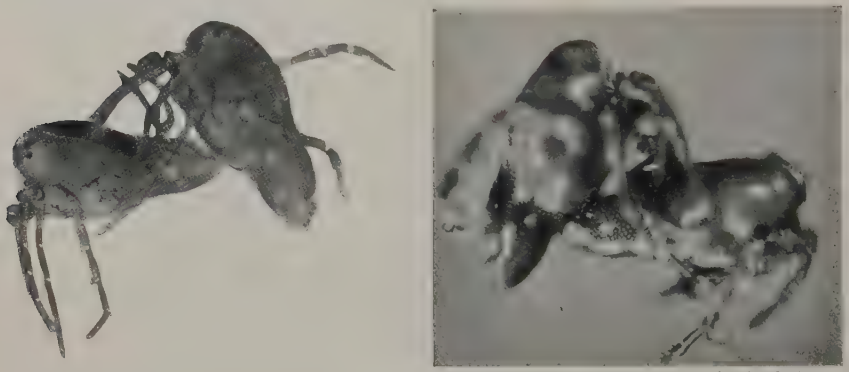
Es handelt sich in den Näpfen bei der Gattung *Arrhenurus* um Panzerporen, die nur wenig von den gewöhnlichen Panzerporen abweichen. Sie stellen also porenartige Durchlöcherungen der dicken Chitinkutikula, des Ektostrakums dar, in welche Matrixzellen hinaufragen. Diese Zellen sind von der äußersten dünnen Chitinkutikula, dem Epiostrakum, bedeckt. Ohne Zweifel handelt es sich um Sinnesorgane und ich schließe mich Thon an, der sie als Genitalsinneskörperchen bezeichnet hat (1900).

Ich kann diesen Abschnitt nicht abschließen, ohne zu einer Kontroverse zwischen Thon und Koenike Stellung zu nehmen. Anläßlich der Thonschen Arbeit über die Kopulationsorgane bei *Arrhenurus* (1900) publizierte Koenike im folgenden Jahre einige kritische Bemerkungen. Er wandte sich erstens gegen Thons Angabe, daß ein Penisgerüst fehle und bildete ein solches von *A. globator* ab, zweitens auch gegen die Thonsche Deutung einiger Gebilde als Penis und Gonadenhöhle. Der von Thon abgebildete und beschriebene Penis soll nach Koenike ein „Muskelbündel" sein, „durch welches das Penisgerüst am äußeren Genitalorgan inseriert" sei, die Gonadenhöhle dagegen den eigentlichen Penis oder das Penisgerüst repräsentieren.

Thon hat diese Kritik schon beantwortet (1901). Er gibt zu, daß er später auch bei *Arrhenurus* ein Penisgerüst gefunden habe. Bezüglich dieser Feststellung habe ich mich schon geäußert (1929a, S. 707), so daß nochmalige Behandlung der Frage nicht nötig ist. Nur mag kurz betont werden, daß die Feststellung Koenikes, was das Penisgerüst angeht, zu Recht besteht. In seiner Auffassung von dem Penis und der Gonadenhöhle in dem Text und den Abbildungen Thons befindet sich dagegen Koenike im Irrtum. Das geht aus der Thonschen Arbeit schon mit voller Sicherheit hervor und nur wer sich, wie Koenike, niemals mit anatomischen Studien beschäftigt hat, kann an der Richtigkeit der Deutung Thons zweifeln. Meine eigene Untersuchung verschiedener *Arrhenurus*-Arten und die in dieser Arbeit reproduzierten Photographien beweisen zur Genüge, daß es sich ganz so verhält, wie es Thon dargestellt hat.

8. Einige Beobachtungen über die Paarung zweier Männchen miteinander.

Nachdem ich meine vorige Arbeit in dieser Zeitschrift publizierte, habe ich mich mit Beobachtungen über die Paarung anderer Arten beschäftigt. Es gelang mir dabei, zwei Fälle abnormer Paarung zu beobachten, nämlich zwischen Männchen derselben Art. Ich teile hier einige, freilich nicht so gute Abbildungen von zwei in Paarung begriffenen Männchen von *A. mediorotundatus* mit, aus welchen wenigstens doch die gegenseitige Stellung der Tierchen hoffentlich hervorgeht. Daß gleiche Geschlechter sich aufsuchen und in homosexuellen Akten sich zu befriedigen suchen, ist eine in anderen Tierklassen schon längst bekannte Sache. Auch bei anderen Wassermilben (*Piona*, *Acercus*) habe ich das ausnahmsweise beobachtet.



Auct. phot.

Abb. 26. *Arrhenurus mediorotundatus* Sig Thor. Zwei Männchen in Kopulationsstellung, gegen hellen und dunkeln Grund photographiert. Dasselbe Pärchen, rechts etwas stärker vergrößert als links.

In dem in der Abb. 26 dargestellten Falle wurde aber die Begattung nicht vollführt. Zwar sitzt das als Weibchen fungierende Männchen in ganz normaler schiefer Stellung mit seiner Genitalregion am Schwanzende des anderen Männchens verankert. Trotzdem wurde kein Samenträger abgesetzt und keine Schüttelung ausgeführt und dies dürfte auch kaum möglich sein. Die Befestigung des Trägers an die Unterlage setzt nämlich ein Andrücken der männlichen Genitalöffnung gegen die Unterlage voraus, und ein solches ist in dem hier abgebildeten Falle, des lang abstehenden Schwanzes des als Weibchen dienenden Männchens wegen, wohl unmöglich. Bei anderen Arten mit kürzerem Schwanze dagegen läßt sich wohl eine regelrechte Paarung und Samenüberführung zwischen zwei Männchen durchführen.

Es soll noch hinzugefügt werden, daß ich auch bei *A. kjerrmani* Neum. zwei Männchen sich vereinigen sah und daß dabei die Stellung dieselbe

wie bei *A. mediorotundatus*, also ganz normal war. Bei beiden Arten standen den Männchen mehrere Weibchen im Zuchtgefäß zur Verfügung. Daß trotzdem diese verschmäht wurden, scheint mir darauf zu beruhen, daß eine Vereinigung zweier Männchen aus mechanischen Gründen leichter ist. Voraussetzung der Verankerung ist nämlich, daß das zu verankernde Tierchen — in normalen Fällen also das Weibchen — sich im Wasser erhebt, so daß das Männchen sein Schwanzende unter den Bauch des Kontrahenten einführen kann. Nun halten sich aber die mehr ruhigen Weibchen meistens am Boden auf, während die Männchen lebhafter sind, sich im Wasser öfter erheben und herumschwimmen. Die Männchen können einander daher gegenseitig leichter ergreifen als Männchen und Weibchen, was das Zustandekommen der abnormen Paarung vielleicht allein erklären könnte, aber es kommt vielleicht noch hinzu, daß ein soeben ergriffenes Männchen weniger energische Anstrengungen macht, um sich zu befreien, als das mehr widerwillige Weibchen.

Literaturverzeichnis.

Claparède, E. (1868): Studien an Acariden. Z. wiss. Zool. **18**. Leipzig. — **Croneberg, A.** (1878): Über den Bau von *Eylais extendens* (O. F. Müll.) nebst Bemerkungen über verwandte Formen. Nachr. Ges. Naturkde in Moskau **29**. Moskau. — **Girod, P.** (1889): Recherches anatomiques sur les Hydrachnides parasites de l'Anodonte et de l'Unio, *Atax ypsilophorus* et *Atax bonzi*. Bull. Soc. zool. France **14**. Paris. — **Haller, G.** (1882): Zur Kenntnis der Sinnesborsten der Hydrachniden. Arch. Naturgesch. **48**. — (1882 a): Die Hydrachniden der Schweiz. Mitt. naturforsch. Ges. Bern **1881**, H. 2. Bern. — **Henking, H.** (1882): Beiträge zur Anatomie, Entwicklungsgeschichte und Biologie von *Trombidium fuliginosum*. Z. wiss. Zool. **36**. Leipzig. — **Koenike, F.** (1901): Zur Kenntnis der Gattungen *Arrenurus* und *Eylais* Zool. Anz. **24**. Leipzig. — **Lundblad, O.** (1917): Zwei neue *Arrhenurus*-Arten aus Schweden nebst Bemerkungen zur Identitätsfrage von *Hydrovolzia placophora* (Monti) und *Hydrovolzia halacaroides* Sig Thor. Entom. Tidskr. **38**. Uppsala. — (1927): Die Hydracarinen Schwedens. I. Zool. bidr. Uppsala **11**. — (1929): Die Hydracarinen des Sees Tåkern. Sjön Tåkerns Fauna och Flora **5**. Stockholm. — (1929 a): Über den Begattungsvorgang bei einigen *Arrhenurus*-Arten. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **15**. Berlin. — **Michael, A. D.** (1895): A Study of the Internal Anatomy of *Thyas petrophilus*, an unrecorded Hydrachnid found in Cornwall. Proc. Zool. Soc. Lond. — **Nordenskiöld, E.** (1898): Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und Systematik der Hydrachniden. Acta Soc. Sci. fenn. **24**. Helsingfors. — **Pollock, H.** (1898): The Anatomy of *Hydrachna inermis* Piersig. Inaug.-Diss. Leipzig. — **von Schaub, R.** (1888): Über die Anatomie von *Hydrodroma* (C. L. Koch). Ein Beitrag zur Kenntnis der Hydrachniden. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. **97**, Abt. I. — **Thon, K.** (1900): Über die Kopulationsorgane der Hydrachnidengattung *Arrhenurus* Dugès. Verh. dtsch. zool. Ges. — (1901): Einige Bemerkungen zur männlichen Gonade der Gattung *Arrhenurus* Dugès. Zool. Anz. **24**. Leipzig. — (1903): Die neuen Exkretionsorgane bei der Hydrachniden-Familie Limnocharidae. Verh.

dtsch. zool. Ges. — (1905): Über die Sekretion in der weiblichen Gonade bei Hydrachniden. Biol. Zbl. **25**. Leipzig. — (1905 a): Neue Exkretionsorgane bei der Hydrachnidenfamilie Limnocharidae KRAMER. Z. wiss. Zool. **79**. Leipzig. — **Thor, S.** (1902): Eigenartige, bisher unbekannte Drüsen bei einzelnen „Hydrachniden"-Formen. Zool. Anz. **25**. Leipzig. — (1902 a): Untersuchungen über die Haut verschiedener dickhäutiger Acarina. Arb. zool. Inst. Wien **14**. — (1903): Recherches sur l'anatomie comparée des Acariens prostigmatiques. Ann. Sci. nat. Zool., Sér. 8, **19**. Paris. — **van Vleet, A. H.** (1897): On the mouth-parts and respiratory organs of *Limnochares holosericea* LATREILLE in particular and the manner of breathing of hydrachnids in general. Leipzig.

(Aus dem Laboratorium für allgemeine Biologie an der Biologischen Reichsanstalt Berlin-Dahlem.)

EXPERIMENTELLE UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE WIRKUNG DER UMWELTFAKTOREN AUF INSEKTEN.

I. DIE MASSENVERMEHRUNG DER BAUMWOLLEULE PRODENIA LITTORALIS IN ÄGYPTEN.

Von

ERNST JANISCH.

Mit 14 Textabbildungen.

(Eingegangen am 13. November 1929.)

Inhaltsübersicht.

Seite

Einleitung 339
I. Die alljährliche Massenvermehrung der *Prodenia* und ihr Zusammenbruch 341
II. Experimentelle Untersuchungen über die Wirkungsgröße der Umweltfaktoren bei dem Lebenslauf der *Prodenia* 348
1. Der Verlauf der Entwicklung im Optimum und die „Weglänge der Entwicklung“ 350
2. Beobachtungen über den Verlauf der Entwicklung in höheren Temperaturen 356
3. Beobachtungen über den Entwicklungsverlauf im Optimum nach kurzdauernder Einwirkung höherer Temperaturen 367
4. Über die Wirkung nichtoptimaler Temperaturen auf den Entwicklungsverlauf 371
5. Die Bestimmung der Reaktionskonstanten 384
6. Die Entwicklungsgeschwindigkeit als Maßstab für den physiologischen Zustand 386
7. Die Geschlechtsverhältnisse des Falters 391
8. Beobachtungen über den Lebensablauf in niederen Temperaturen 395
9. Die Entwicklungsdauer-Temperaturkurve 397
10. Die Einteilung der Temperaturskala und die kritischen Punkte . . 400
11. Die Kurve der Sterilisation und Desinfektion. 404
12. Die Wirkung der Feuchtigkeit und anderer Faktoren auf den Lebensablauf 406
13. Die Variationsbreite 410
III. Zusammenfassung 411

Einleitung.

Die Frage nach der Wirkungsgröße der Umweltfaktoren bei dem Lebensablauf der Tiere spielt in neuerer Zeit hauptsächlich in zwei großen Teilgebieten der biologischen Forschung eine besondere Rolle, in der all-

gemeinen Ökologie und in der angewandten Entomologie, in der besonders die Frage nach den Gründen für die Massenvermehrungen der Schadinsekten in letzter Zeit wieder eingehend diskutiert wird[1].

In voller Übereinstimmung mit den Forderungen Hesses habe ich in den letzten Jahren versucht, das kausal-analytische Experiment für die allgemeinen ökologischen und angewandt-entomologischen Fragen nutzbar zu machen, um die gesetzmäßigen Beziehungen zwischen den Lebenserscheinungen und den Umweltfaktoren herauszufinden und zu formulieren. Die hier zur Rede stehenden Fragen sind so eng miteinander verbunden, daß eine Abgrenzung der Teilgebiete nicht möglich ist, da grundsätzlich die gleichen Ursachen z. B. für die Verbreitungsgrenzen der Tierarten und für ihr epidemisches Auftreten verantwortlich gemacht werden müssen und höchstens quantitative Unterschiede in Frage kommen.

Über die Arbeitsmethoden habe ich bereits 1929 ausführlich gesprochen, so daß ich hier darauf verweisen kann. Es ist naturgemäß zweckmäßig, bei Großuntersuchungen zunächst mit den einfachsten Fällen zu beginnen, um die Art der kausalen Verknüpfung der Umweltfaktoren mit den Lebenserscheinungen zu finden. Dazu schien mir die Untersuchung einer Massenvermehrung unter einheitlichen klimatischen Bedingungen besonders geeignet, wie sie in Ägypten bei der Baumwolleule *Prodenia littoralis* alljährlich gegeben ist.

Ich lege hier die Ergebnisse meiner Reise nach Ägypten, die im Sommer 1928 durchgeführt wurde, vor und bin der *Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft* für die Hilfe, welche sie mir für diese Untersuchungen gewährte, zu großem Dank verpflichtet, desgleichen dem *Reichsministerium für Ernährung und Landwirtschaft* und der *Biologischen Reichsanstalt*, daß ich diese Untersuchungen in dem gewünschten Umfange durchführen konnte. In Ägypten bin ich von verschiedenen Seiten weitgehend unterstützt worden, und es ist mir eine angenehme Pflicht, den Dank dafür auch an dieser Stelle zum Ausdruck zu bringen: der Deutschen Gesandtschaft in Kairo, Herrn Gesandten v. Stohrer, Herrn Gesandtschaftsrat und Konsul Pilger und Herrn Legationssekretär Dr. Schäfer-Rümelin für ihre Hilfe bei der Erlangung eines Arbeitsplatzes, der ägyptischen Regierung und dem ägyptischen Landwirtschaftsministerium und der ihm angegliederten Plant Protection Section für das Interesse, das sie meinen Arbeiten entgegenbrachten. Besonderen Dank schulde ich der Royal Society of Agriculture, in deren Kairoer Instituten und auf deren Versuchsfeldern ich arbeiten durfte, insbesondere dem Leiter des entomologischen Laboratoriums Mr. Will-

[1] Genannt seien: Hesse; Börner; Blunck, Bremer und Kaufmann; Bodenheimer; Bremer; Friederichs; Janisch; Knoche; Sachtleben; Uvarov.

cocks und seinem Assistenten Said Effendi Bagad und dem Leiter des landwirtschaftlichen Laboratoriums Mr. Sennitt für ihre tägliche Hilfe und für die herzlich kollegiale Zusammenarbeit, die mir ein schnelles Einarbeiten in die fremden Verhältnisse ermöglichte und damit mich vor anfänglichen Mißerfolgen bewahrte. Persönlichen Dank sage ich auch dem Direktor der Zweigstelle Kairo der Deutschen Gesellschaft für Schädlingsbekämpfung Herrn C. Vogt und dem Entomologen Herrn Ad. Andres für ihre Unterstützung und Hilfe.

I. Die alljährliche Massenvermehrung der Prodenia und ihr Zusammenbruch.

Der Gedanke, an einem Dauerbrüter die Wirkungsgröße klimatischer Faktoren bei dem Lebensablauf von Schadinsekten unter einfacheren und gleichmäßigeren klimatischen Bedingungen zu untersuchen, um die Ursachen für die Massenvermehrungen der Insekten und die Gründe für deren natürlichen Zusammenbruch herauszufinden, hat sich durchaus fruchtbar erwiesen. Das trockenwarme Klima Ägyptens bedingt ein sehr eigenartiges Insektenleben, das leicht faßbare ökologische Beziehungen der Entwicklungs- und Lebensdauer zu den unmittelbaren Umweltfaktoren aufweist. Durch das Aufeinandertreffen von Wüste und intensiv bewässertem Fruchtland in einem auch im Winter relativ warmen Klima, in dem ein Abweichen der täglichen Witterung von der Norm äußerst selten ist, sind die Bedingungen für vergleichend ökologische und biologisch-klimatologische Studien außerordentlich günstig[1]. Da die klimatische Bedingtheit der durch Insekten, Pilze, Bakterien hervorgerufenen Schäden an Kulturpflanzen und vor allem auch die Abhängigkeit der Wirkung von Bekämpfungsmitteln (Stärke und Menge der applizierten Gifte) von Temperatur und Feuchtigkeit für die angewandte Biologie (nicht nur für die forst- und landwirtschaftliche, sondern auch für die medizinisch orientierte angewandte Biologie) für alle Länder von grundlegender Bedeutung ist, sollten die durch die Natur gegebenen günstigen Bedingungen gerade in Ägypten (und auch anderen subtropischen und tropischen Gebieten) weitgehend genutzt werden. Abgesehen von den besonderen Verhältnissen der Wüste ist z. B. der Feuchtigkeitsfaktor im Kulturland jederzeit graduell und leicht kontrollierbar zu variieren, da ja die Feuchtigkeit selten vom Regen, sondern den größten Teil des Jahres lediglich von der künstlichen Bewässerung abhängig ist, die auf den Versuchsfeldern leicht reguliert werden kann[2].

---

[1] Bodenheimer schreibt 1928 S. 721: „Nebenbei möchte ich hinzufügen, daß subtropische und tropische Länder zur Lösung epidemiologischer Aufgaben viel besser geeignet erscheinen als solche gemäßigten Klimas.“ Vgl. auch Thienemann (1928).

[2] Siehe dazu die Arbeiten von Williams und MacKenzie-Taylor.

Als Versuchstier hatte ich auf Grund der vorhandenen Literaturangaben die Baumwolleule („Cotton-Worm") *Prodenia littoralis*, einen Schmetterling aus der Gruppe der *Noctuidae*, *Trifinae*, für die von mir beabsichtigten experimentellen Untersuchungen über die Abhängigkeit der Insektenentwicklung und -vermehrung von klimatischen Faktoren von vornherein in Aussicht genommen, da dieses Tier regelmäßig in jedem Sommer als Großschädling an Baumwolle auftritt und somit eine starke Abhängigkeit seiner Massenvermehrung von klimatischen Faktoren zu vermuten war, und es auch jederzeit in großer Zahl beschafft werden konnte. *Prodenia littoralis* hat sich bei meinen Arbeiten tatsächlich als ein sehr günstiges Versuchsobjekt erwiesen. Versucht wurde außerdem mit einem in Akazienbäumen lebenden Schmetterling, dem Akazienspinner *Taragama akaziae*, wegen seiner Lebensweise in geringer Luftfeuchtigkeit zu arbeiten, jedoch hat er sich in der Massenzucht nicht bewährt. In der Freiheit hat *Taragama* wahrscheinlich nur eine Generation im Jahr. Vermutlich treten starke Verzögerungen in der Entwicklung durch die große Trockenheit an seinen Futterplätzen (ziemlich monophag an *Akazia nilotica*) auf[1].

Prodenia littoralis ist ein ausgesprochenes Feuchttier (vgl. II, 12). Ihr Massenauftreten ist darum auf bewässerte Felder beschränkt. Aber gerade darum bietet ihr Verhalten auf den allmählich austrocknenden Baumwollschlägen zwischen den einzelnen Bewässerungen (Baumwolle etwa alle 14 Tage) sehr viel Wissenswertes. Der Lebensgang des Insektes stellt sich kurz folgendermaßen dar[2]: Den ganzen Winter und im Frühjahr lebt *Prodenia*, die polyphag ist und außer Baumwolle auch Klee, Luzerne, Mais, Bataten, Ricinus, Tabak und anderes frißt, hauptsächlich auf Kleefeldern (Berseem), hat dort aber nicht, wie man früher glaubte, eine Winterruhe, sondern wächst, wenn auch langsam, weiter. An Zahl ist sie allerdings gering, einige Schäden treten erst im Frühjahr im Klee ein. Auf den Kleefeldern lebt *Prodenia* mehrere Generationen bis Ende Mai, Anfang Juni und wandert dann von dem vertrocknenden Klee auf die Baumwollfelder ab. Hier setzt sich nun die Massenvermehrung in weiteren zwei bis drei Generationen fort und erreicht ihren Höhepunkt etwa Mitte Juli. Dann fällt die Zahl der Tiere ganz plötzlich ab, und nur wenige Tiere überleben. In manchen Jahren, nicht immer, ist Ende August, manchmal auch Ende Oktober, nochmals ein kleines Ansteigen der Zahl zu beobachten. Im September bis Oktober, nach der Baumwollernte, vertrocknen die Baumwollpflanzen, und *Prodenia* geht dann wieder auf andere Felder über.

Um die Gründe für das Verhalten der Tiere und die Ursachen für die Massenvermehrung und deren Zusammenbruch herauszufinden, mußte

[1] Vgl. dazu Ad. Andres.

[2] Näheres über Lebensweise und Auftreten bei Willcocks.

das Experiment und die Feldbeobachtung gepaart werden. An sich ist in dem sommerlichen Auftreten der *Prodenia* ein äußerst einfacher Fall einer Massenvermehrung gegeben, da sie innerhalb einer Jahreszeit vor sich geht[1] und unter nahezu gleichen Faktoren stattfindet. Aus diesem Grunde bot sich hier die Gelegenheit, das Wesen einer Massenvermehrung zu studieren, da solches naturgemäß leichter an einem einfachen Fall geklärt werden kann als bei den über Jahre hinausgehenden Massenvermehrungen in Deutschland, d. h. unter dem ständigen Wechsel der Jahreszeiten und der Witterung. Hinzu kommt noch, daß es dem Entomologen der R. Society of Agriculture Kairo, Mr. Willcocks in jahre-

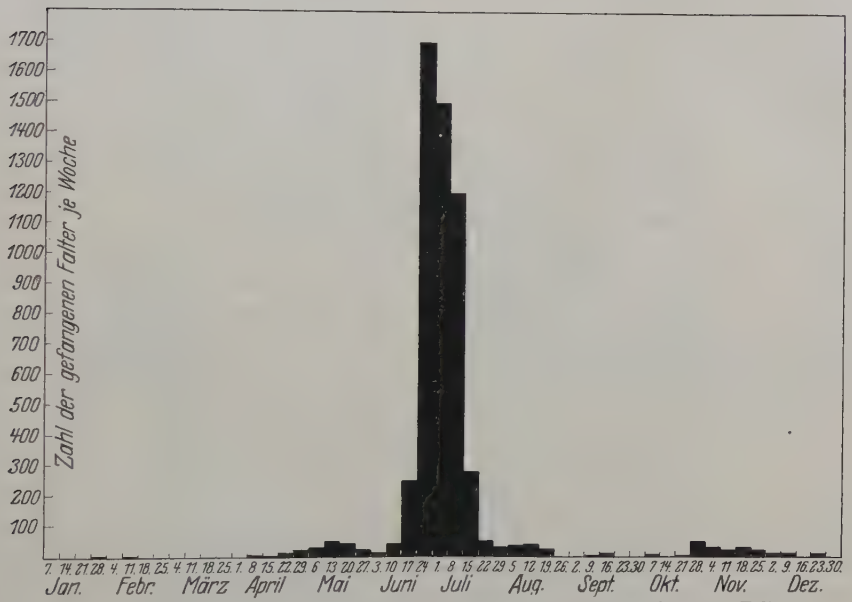


Abb. 1. Die Massenvermehrung von *Prodenia* 1921: Die Zahl der gefangenen Falter.

langen Arbeiten nicht gelungen ist, bei dem Niedergang der Kalamität eine größere Zahl von Parasiten zu finden, so daß die Parasiten, welche man ja bis vor kurzem meist für Entstehung und Zusammenbruch einer Massenvermehrung verantwortlich machen wollte, hier nicht wesentlich als Ursache in Erscheinung treten. Die in neuerer Zeit von den verschiedensten Seiten geteilte Meinung, daß die Parasiten *nicht* die Hauptursache bei der Massenvermehrung der Schadinsekten sind, findet in den Verhältnissen bei *Prodenia littoralis* eine starke Stütze.

Abb. 1 zeigt die von der Technical Section der R. Society of Agriculture im Jahre 1921 ermittelten Fangzahlen von *Prodenia*-Faltern, ge-

[1] Es konnten in dem einen Sommer 6 *Prodenia*-Generationen bearbeitet werden.

fangen mit der Andres-Maireschen Melassefalle, Abb. 2 die Zahl der mit Eipaketen belegten Baumwollblätter im Jahre 1910 nach einem Bericht von H. C. Jefferys und H. C. Willcocks an die Society. Beide Kurven sind bisher unveröffentlicht und wurden mir freundlicherweise von der Society of Agriculture durch Mr. Willcocks zur Verfügung gestellt. Aus den beiden Abbildungen ist der Gang der Massenvermehrung und ihr plötzlicher Zusammenbruch deutlich abzulesen. Die Gründe für den Steilabfall der Kurven Ende Juli waren bisher ungeklärt.

Über die Lebensweise von *Prodenia littoralis* ist kurz folgendes notwendig zu sagen: Das Weibchen legt seine Eier in mehreren großen flachen Eipaketen (500 bis über 1000 Eier in jedem Paket) meist an die Unterseite der Blätter ab. Die Eipakete sind mit einem Überzug von braunen Haaren bedeckt, die sich aber durch Bepinseln leicht von den harten Eiern ohne Schaden entfernen lassen. Die Räupchen bleiben zu-

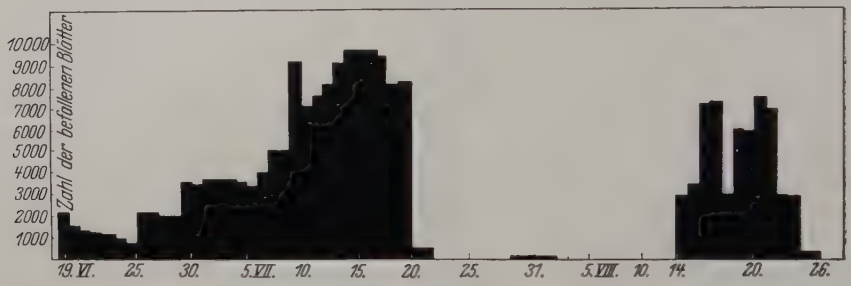


Abb. 2. Die Massenvermehrung von *Prodenia* 1910: Die Zahl der mit Eipaketen belegten Baumwollblätter.

nächst ständig in Spiegeln an der Unterseite der Blätter bis zum dritten Stadium. Vom 4.—6. Stadium halten sich die Raupen am Tage am Boden unter Blättern, in Erdritzen nahe am Pflanzenstengel auf und wandern erst nachts zum Fraß auf die Blätter. Die Verpuppung findet im Boden statt. Die Falter fliegen auch meist nachts.

Da im Juli die Baumwolle noch in vollem Wuchs steht, und deshalb Nahrungsmangel für den Zusammenbruch der Kalamität nicht in Frage kommt, wie Abb. 3b zeigt, da ferner auch Parasiten und Krankheiten nach den Untersuchungen von Willcocks keine ausschlaggebende Rolle spielen, mußte hauptsächlich an den Einfluß von Temperatur und Feuchtigkeit auf die Vermehrungsgröße der Insekten gedacht werden. Bei meinen Felduntersuchungen und Messungen im Gelände ergab sich, daß der Hauptgrund für die Wanderung von Klee auf Baumwolle Ende Mai und Anfang Juni in den Feuchtigkeitsverhältnissen auf den Feldern zu suchen ist. Der Klee trocknet um diese Zeit ab und wird im allgemeinen nicht mehr bewässert. Ich erhielt Anfang Juni auf einem Berseemfeld zweiter Ernte, von dem die eine Hälfte zu Versuchszwecken am Tage vor-

her bewässert worden war, z. B. folgenden Befund (gemessen mit dem Aspirationspsychrometer):

Bewässert, viele *Prodenia*-Raupen. Am nassen Boden: 25° C, 71% relative Feuchtigkeit. Zwischen den Pflanzen: 25,6° C, 50% relative Feuchtigkeit.

Trocken, keine *Prodenia*-Raupen. Am trockenen Boden: 31° C, 27% relative Feuchtigkeit. Zwischen den Pflanzen: 26,6° C, 52% relative Feuchtigkeit.

Abb. 3a. Klee während der Abwanderung von *Prodenia* auf Baumwolle. Kein Nahrungsmangel.

In den noch grünen Kleefeldern (Abb. 3a) sind die Temperaturen und die Ernährungsverhältnisse so, daß kein Grund zur Abwanderung für die Raupen vorliegt, solange der Boden noch feucht ist. Hinzu kommt vielleicht noch, daß anscheinend jüngere Baumwollpflanzen von den Raupen nicht gern gefressen werden. Jedenfalls hatte ich bei meinen Zuchten mit jungen Topfpflanzen keine günstigen Ergebnisse. Wohl aber werden etwas ältere Baumwollblätter gern genommen. Ricinus scheinen sie noch lieber zu fressen. Diesen Ernährungsfragen konnte ich leider nicht weiter

nachgehen, da sie mich von meinem eigentlichen Thema zu weit abgeführt und zeitlich zu sehr in Anspruch genommen hätten. Während des Abtrocknens der Kleeschläge waren auf den Baumwollfeldern Eimassen besonders auf der Seite des Feldes zu bemerken, die nahe bei einem Bewässerungskanal lag. Folgende Tabelle 1 gibt Aufschluß über die Temperaturen und Feuchtigkeiten auf den Feldern in der ersten Hälfte des Juni.

Da nun die Raupen als Feuchttiere sowohl im Klee wie in der Baumwolle jederzeit die nach der Bewässerung trocknenden Felder verlassen

Abb. 3b. Baumwolle während des Niedergangs der Massenvermehrung von *Prodenia*. Kein Nahrungsmangel.

und auf feuchte Parzellen übergehen können und auch die Schmetterlinge zur Eiablage die feuchten Stellen bevorzugen[1], muß die Temperatur als der Hauptfaktor bei der Massenvermehrung der *Prodenia* angesehen werden[2]. Das Temperaturoptimum der *Prodenia*-Entwicklung liegt nun, wie aus den an der Plant Protection Section des ägyptischen Landwirtschaftsministeriums von Bischar Effendi[3] angestellten Ver-

[1] Ähnliche Beobachtungen haben schon 1907 Draper veranlaßt, als natürliche Bekämpfungsmaßnahme vorzuschlagen, die Baumwolle während der Eiablage von *Prodenia* nicht zu bewässern, da Trockenheit die Eiablage verhindert.

[2] In dem ständig bewässerten Versuchsgarten in Kairo wurden auch mitten im Sommer Eipakete im Kleebeet gefunden.

[3] Für den Einblick in seine Ergebnisse sage ich ihm meinen verbindlichsten Dank.

Tabelle 1. Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnisse auf Baumwollfeldern im Juni.

Baumwollfeld vormittags 10—12 Uhr	Luft	Besonnter Boden	Boden am Stengelgrund	Zwischen 2 Pflanzen	Zwischen den Reihen	Zwischen den Blättern	Blattunterseite
Baumwolle vor Befall, Anfang Juni, vor 8 Tagen bewässert	25° 55%	— —	29,1° 47%	25° 55%	25° 55%	25,2° 55%	— —
Baumwolle, Befallsbeginn, Anfang Juni, vor 8 Tagen bewässert	26° 46%	— —	29,8° 42%	27,4° 48%	27° 47%	26,6° 51%	— —
Baumwolle nach Befall, Mitte Juni, unmittelbar vor Bewässerung	31,4° 42%	41,8° 31,6%	32° 56%	33° 46%	32,9° 43%	33,4° 45%	32,2° 56,8%
Baumwolle nach Befall, Mitte Juni, vor 8 Tagen bewässert	30,6° 48%	33° 61,7%	31,8° 63,7%	30,9° 57%	30,6° 55%	30,4° 58%	30,9° 56%
Baumwolle nach Befall, Mitte Juni, vor 5 Tagen bewässert	29° 54%	32° 69,3%	31° 66,6%	30° 66,7%	31,4° 65%	29,4° 64%	30° 63%
Baumwolle nach Befall, Mitte Juni, vor 1 Tag bewässert	30,2° 53%	33° 82,6%	31° 79,7%	30,4° 59%	29,3° 53%	29,4° 61%	— —

suchen hervorgeht und durch eigene Beobachtungen bestätigt werden konnte, bei etwa 29° C. Bei Beginn des Befalls der Baumwolle liegen nun die Temperaturen selbst am Tage, besonders auf den feuchten Feldern, kaum über der Optimaltemperatur. Im Laufe des Sommers steigen die Temperaturen allmählich immer mehr an, so daß *Prodenia* zunächst nahezu in seinem Temperaturoptimum lebt. Im Juli aber wird das Optimum am Tage weit überschritten, wie folgende Messungen zeigen (Ende Juli):

Boden in vollem Schatten 36,8° C; Boden in wechselndem Schatten 44,8° C; Boden in der Sonne 52°; zwischen den Blättern 35°; Blattunterseite 39,6°; Luft 34,4°.

In welcher Weise und in welchem Umfange derartige Temperaturen den Organismus schädigen, soll in Abschnitt II dieser Arbeit ausführlich dargestellt werden. In diesem Zusammenhang genügt es zu sagen, daß die hohen Tagestemperaturen von Mitte Juli ab die Insektenentwicklung so stark beeinflussen, daß die Tiere nicht mehr ihren vollen Entwicklungsgang durchlaufen können und durch die Nachwirkungen dieser Temperaturen so stark dezimiert werden, daß der Steilabfall der Kurven in Abb. 1 und 2 rein als Temperaturfunktion anzusehen ist. Im Feldver-

such Anfang August zeigte sich, daß aus Eipaketen, die im Optimum abgelegt waren und unter sonnenbeschienene Baumwollblätter geheftet wurden (Tagestemperatur etwa 40°), die Jungraupen nach etwa 2 bis 3 Tagen schlüpften, aber nach weiteren 24 Stunden sämtlich als Raupe I abgestorben waren[1]. Wenn die Temperaturen dann wieder fallen, kann manchmal von den wenigen Tieren, die durch günstige Umstände sich haben retten können, Ende August nochmals eine Massenvermehrung[2], allerdings in viel kleinerem Umfange, ausgehen (vgl. Abb. 2), dann nämlich, wenn die Temperaturen wieder dem Optimum von 29° sich nähern.

II. Experimentelle Untersuchungen über die Wirkungsgröße klimatischer Faktoren bei dem Lebensablauf der Prodenia.

Um die Wirkungsgröße der auf den Feldern herrschenden Faktoren herauszufinden, wurde dem kausal-analytischen Experiment der größte Teil der zur Verfügung stehenden Zeit gewidmet, einmal weil in der Feldbeobachtung lediglich die tatsächlich vorhandenen Temperaturen und Feuchtigkeiten herangezogen werden können, zweitens aber besonders deswegen, weil die Aufgabe der Reise nicht allein darin gesehen wurde, speziell die Ursachen der Massenvermehrung der *Prodenia* herauszufinden, sondern grundsätzlich an einem einfachen Beispiel die Reaktionsweise von Insekten auf veränderte klimatische Umweltbedingungen zu klären und zwar an einem Objekt, das während seiner Massenvermehrung nicht so stark den wechselnden Witterungsfaktoren und jahreszeitlichen Schwankungen ausgesetzt ist wie die Insekten in Mitteleuropa. Es wurde erwartet, daß solche Organismen eine klarere Reaktion zeigen als die Insekten unserer Breiten. *Prodenia littoralis* hat in dieser Richtung eine ausgezeichnete Reaktionsfähigkeit gezeigt. Als besonderer Glücksumstand erwies sich bei den Versuchen, daß die Zimmertemperatur des Laboratoriums konstant im Optimum für *Prodenia* bei 29—30° C lag und auch im Hochsommer durch systematisches Lüften und Sprengen angenähert so tief gehalten werden konnte, eine Tatsache, die sehr viel zu dem erzielten günstigen Ergebnis der Untersuchungen beitrug.

Die Lebensdauerkurve als Temperaturfunktion lag in ihrer allgemeinen Gestalt bei Beginn der Untersuchungen fest und ist in Abb. 4 wiedergegeben[3]. Unter Berücksichtigung der bisher gültigen Voraussetzungen für die VAN'T HOFFsche (RGT) Regel und auch für die Wärmesummenregel mußte die Temperaturskala in drei Gebiete eingeteilt werden, die als vitale Zone, kritische Wärme- und Kältezone bezeichnet

[1] Vgl. dazu auch die Beobachtungen von DRAPER.

[2] Auch KRIEG sagt S. 42 für deutsche Verhältnisse, daß selbst ein geringer Prozentsatz der Tiere in der Lage ist, im nächsten Jahre eine neue Kalamität hervorzurufen.

[3] Näheres darüber siehe E. JANISCH (1929).

wurden. Auch im Rahmen des von mir 1925 und 1927 neu formulierten Exponentialgesetzes als umfassendere Gesetzmäßigkeit für die Abhängigkeit der Entwicklungs- und Lebensdauer von der Temperatur konnte diese Einteilung ohne weiteres beibehalten werden. Fraglich blieb aber, wie die diese Zone begrenzenden kritischen Punkte (kritischer Wärme- und kritischer Kältepunkt) biologisch faßbar waren, d. h. an welcher Stelle der Temperaturskala sie auf Grund des Verhaltens der Insekten in den verschiedenen Temperaturen zu setzen, ob und wie sie als biologisch ausgezeichnete Punkte zu definieren waren. Die Frage nach der Lage dieser Punkte ist deshalb besonders wichtig, weil sie als mathematische Nullpunkte für die funktionale Erfassung der Lebensdauerkurve anzusehen sind, die dann die Grundlage für die Berechnungsmöglichkeit der Lebens- und Entwicklungsdauer der Insekten für alle Temperaturen, auch für die nicht experimentell untersuchten Zwischentemperaturen ist. Weiter kommt hinzu, daß für diese Berechnungsmöglichkeit selbstverständliche Voraussetzung ist, daß biologische Reaktionskonstanten existieren. Wie diese aber beschaffen sind, wie sie definiert werden müssen und experimentell gefunden werden können, war eine vollkommen offene Frage. Mit diesen grundsätzlich und methodisch wichtigen Grundlagen, die für eine im Sinne der Physik quantitativ arbeitende Biologie notwendige Voraussetzung sind, stehen eine Reihe von Teilfragen in unmittelbarer Beziehung, die sich aber im Laufe der Arbeit besser besprechen als hier aufführen lassen. Hingewiesen sei beispielsweise nur auf den Begriff der Entwicklungsgeschwindigkeit.

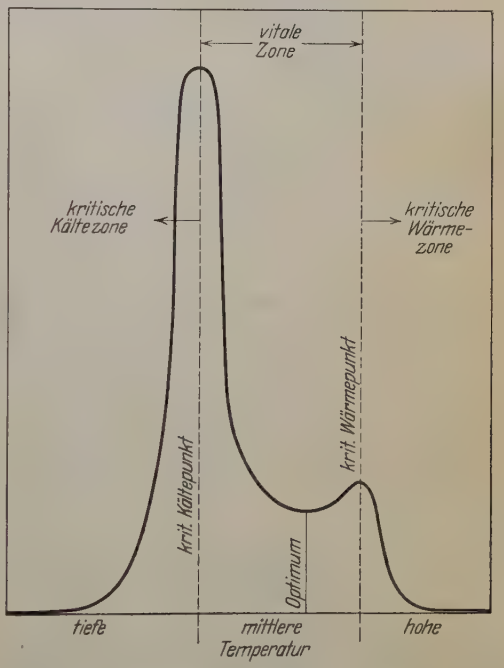


Abb. 4. Die Temperaturabhängigkeit der Lebensdauer eines Insekts.

Methodisch wurde so vorgegangen, daß versucht wurde, die Dauer der einzelnen Entwicklungsstadien und des ganzen Individualzyklus in den verschiedenen Temperaturen festzulegen und zwar unter Berücksich-

tigung eines zweiten untrennbar mit der Temperatur verbundenen Faktors, der Feuchtigkeit. Dabei wurde unterschieden zwischen der Dauerwirkung der Temperatur und der kurzdauernden Einwirkung mit nachfolgender Überführung in das Optimum. Besonders wurden die oberhalb des Optimums liegenden Temperaturen geprüft, um den Charakter des kritischen Wärmepunktes herauszufinden, und zwar hauptsächlich deswegen, weil hier mit wesentlich kürzeren Zeiten zu rechnen war als bei tieferen Temperaturen. Zur Konstanthaltung der Feuchtigkeit benutzte ich feuchte Salze in Exsikkatoren und Wägegläschen, die eine bestimmte Wasserdampfspannung über sich erzeugen. Näheres darüber wird weiter unten ausgeführt.

Als Feuchtigkeitsoptimum im Temperaturoptimum wurde für *Prodenia* etwa 90—95% gefunden. Dieses Optimum (29° C, 95% rel. Feuchtigkeit) bezeichne ich bei reichlicher Ernährung und guter Durchlüftung als absolutes Optimum, d. i. die Kombination aller optimaler Faktoren. Jeder Versuch wurde zweimal täglich nachgesehen und die Raupen mit Baumwollblättern, die Falter mit Zuckerwasser gut gefüttert. Gezogen wurde in halbkugelförmigen Näpfen aus weißem glasierten Steingut (Fassungsvermögen etwa 500 ccm) mit weiter Öffnung, die einige Zentimeter hoch mit feuchtem Sand gefüllt und durch einen mullbespannten Holzrahmen mit Bleiklötzen beschwert verschlossen wurden. Diese Methode hat sich für alle Stadien gut bewährt. Den Gang der ungefähr 1000 Einzelversuche umfassenden Untersuchungen hier anzugeben, würde zu weit führen. Er folgt aus der Schilderung der Ergebnisse auch ohne weiteres, so daß ich gleich auf die Befunde selbst übergehen kann.

1. Der Verlauf der Entwicklung im Optimum und die „Weglänge der Entwicklung".

Bei den bisherigen Untersuchungen über die Abhängigkeit der Entwicklung eines Organismus von der Temperatur wurde — auch von mir — die Vorstellung zugrunde gelegt, daß die Entwicklungsgeschwindigkeit (v) der reziproke Wert der Zeit, d. h. gleich Weg (s) geteilt durch Zeit (t) sei:

$$v = \frac{s}{t}.$$

Bei dem Vergleich der Entwicklungsgeschwindigkeiten in verschiedenen Temperaturen wurde dann s gleich irgendeiner Zahl (etwa 1 oder 100) gesetzt. Es wurde dabei offen gelassen, was dieser physikalische Begriff „Weg" biologisch bedeutet. Wichtig ist, daß s in allen Temperaturen den gleichen Wert hatte. Diese Weglänge s besagt aber offenbar nichts Anderes als die Entwicklung selbst, d. h. die morphologische Entwicklung von Stadium zu Stadium, oder für die Lebensdauer gesprochen, die Entwicklung des Organismus von der Geburt bis zum Tode, d. h. den

Lebensablauf[1]. Unter „Entwicklung" soll nun also nicht mehr, wie es oft geschieht, nur die Entwicklung bis zum ausgebildeten Vollinsekt verstanden sein, sondern der ganze Lebensgang einschließlich des imaginalen Lebens, der mit dem Tode als Endpunkt der Entwicklung abschließt.

Beobachtbar sind natürlich nur die Zeiten, welche der Organismus bis zum Erreichen der einzelnen Entwicklungsstufen braucht. In Tabelle 2 sind diese Zeiten für *Prodenia littoralis* in 29° bei 90—100% rel. Feuchtigkeit wiedergegeben.

Tabelle 2. Die beobachteten kürzesten Entwicklungszeiten von *Prodenia littoralis* (Weibchen) in Stunden.

Geburt	0	4. Häutung	192
Mandibeln werden sichtbar	25	5. Häutung	237
Mandibeln dunkelbraun	35	Verwandlung in Präpupa	300
Ei wird schwarz	40	Verpuppung	320
Schlüpfen der Raupe	45	Schlüpfen des Falters	482
1. Häutung	90	Reife	506
2. Häutung	120	Kritisches Alter	722
3. Häutung	157	Greisentod	938

Diese Zahlen sind durch unmittelbare Beobachtung in der Art gewonnen, daß immer die Zeiten derjenigen Individuen einer Population gewählt wurden, welche die kürzeste Zeit bis zur Erreichung der betreffenden Entwicklungsstufe benötigten, weil es sich nämlich darum handelte, festzustellen, in welcher kürzest möglichen Zeit der Organismus seine Entwicklung durchlaufen *kann*. Bei der Festsetzung der tatsächlichen Zeit wurden die Ausfärbezeiten (besonders der Kopfkapsel) nach den Häutungen, die durch genaue Beobachtung von gerade gehäuteten Individuen leicht festzustellen sind, je nach dem Aussehen der Tiere berücksichtigt. Ferner bleiben die geschlüpften Jungraupen, nachdem sie die Eischale zum Teil gefressen haben, noch mehrere Stunden auf den Eiern sitzen, ehe sie zum Fraß auf das Blatt abwandern. Kurz vor der Häutung ist die alte Kopfkapsel bereits hochgehoben. Die Puppe ist gleich nach der Verpuppung smaragdgrün mit gelben Abdominalsegmenten, nach einer halben Stunde treten deutlich orangerote Flecken auf den orangegelben Segmenten auf, und das Grün des Thorax verblaßt. Nach 1 Stunde sind die Hinterleibsringe dunkelorange, die Zwischensegmente gelbgrünlich, Kopf schmutzig orange, Thorax schmutzig grün mit einem Ton zum Orange hin. Nach 8 Stunden ist die Puppe leuchtend rotbraun und wird dann innerhalb von mehreren Stunden dunkelrotbraun. Der Falter ist 7 Minuten nach dem Schlüpfen entfaltet.

Es ist Sache der Erfahrung, solche Kennzeichen und Ausfärbungen zeitlich richtig zu beurteilen, um die wirklichen Entwicklungszeiten so

[1] Richtiger wäre natürlich, den Lebensgang bei der befruchteten Eizelle beginnen zu lassen. Unter Geburt ist hier die Ablage des Eies verstanden.

genau zu ermitteln, wie es innerhalb der Beobachtungsgrenzen möglich ist. Die morphologisch durch Schlüpfen von Raupe und Falter, durch die Häutungen und durch die Verpuppung gekennzeichneten Entwicklungsstufen unterliegen der Beobachtung unmittelbar, ebenso das durch die Verkürzung des Raupenkörpers nach dem Einspinnen im Erdkokon erkennbare Präpupastadium. Der Eintritt der Geschlechtsreife läßt sich durch Serienversuche ermitteln, wenn eben geschlüpfte Falter z. B. 5, 10, 20 usw. Stunden im Optimum isoliert gehalten, dann potente Männchen zugesetzt und nach wenigen Stunden wieder entfernt werden. In gleicher Weise läßt sich das kritische Alter, d. h. das Ende der Begattungsfähigkeit, festlegen, indem nach einer Reihe von Tagen den jungfräulichen Weibchen Männchen zugegeben werden, die dann allerdings nicht entfernt zu werden brauchen. Für die Festsetzung der Dauer des Greisenalters dient die längste im Optimum zu beobachtende Lebensdauer unbegatteter Weibchen als Falter im Verhältnis zur vorimaginalen Entwicklungsdauer[1].

Setzt man nun, wie das ja bisher in ähnlicher Form geschah, den nunmehr als „Weglänge der Entwicklung" zu bezeichnenden Lebensablauf von der Geburt bis zum physiologischen Alterstod im absoluten Optimum $s = 100$ (bei unbegatteten Weibchen), so würde sich aus der für diesen Lebensablauf benötigten Zeit t (= theoretische Lebensdauer) eine Geschwindigkeit $v = s/t = 100 : 938 = 0{,}1066$ errechnen, die für den ganzen Entwicklungsgang, also auch für jedes Stadium Gültigkeit hätte. Es stellte sich jedoch heraus, daß die Entwicklungsgeschwindigkeit zu niedrig für die Anfangsentwicklung und zu hoch für die Entwicklung im späteren Alter ist, wir also in der Größe $v = 0{,}1066$ eine Durchschnittsgeschwindigkeit vor uns haben. Hinzu kommt, wie unten ausführlich behandelt wird, daß die Zeiten für die Entwicklungsstufen allein nicht genügen, um den Gang der Entwicklung in den verschiedenen Temperaturen vergleichsfähig darzustellen, sondern daß außerdem eine zahlenmäßig faßbare Größe für die Entwicklung selbst, d. h. für die „Weglänge der Entwicklung" nötig ist.

An sich würde sich zwar gemäß der Gleichung $s = vt$ mit Hilfe der Durchschnittsgeschwindigkeit v aus der beobachteten Zeit t für jede Entwicklungsstufe ein zugehöriger s-Wert errechnen lassen, der dann als Zahl die betreffende Stufe kennzeichnet. Das setzt aber voraus, daß tatsächlich die Entwicklung einer gleichförmigen Bewegung entspricht, wie sie ja die Formel $s = vt$ darstellt. Da aber in einem solchen Falle die Bewegung niemals zur Ruhe kommt, die Entwicklung dagegen einen Stillstand im Tode hat, kann biologisch die Definition der Geschwindigkeit

[1] Männchen wurden bei *Prodenia* in dieser Richtung nicht näher untersucht. Das Verhalten der Männchen muß später natürlich ebenfalls in das System eingefügt werden.

als $v = s/t$ nicht voll genügen. Es muß vielmehr, wenn der Vergleich mit Bewegungsvorgängen beibehalten wird, eine verzögerte Bewegung als Bild der Entwicklung zugrunde gelegt werden, die im einfachsten Falle der Formel $s = vt - {}^1/_2\, gt^2$ entspricht, in der g eine Verzögerungskonstante und v die Anfangsgeschwindigkeit bei der Bewegung ist. Für die Entwicklungsvorgänge sei diese Größe v mit P benannt und biologisch als Entwicklungspotenz gekennzeichnet. Als Grundvorstellung dient dabei, daß durch das Altern des Organismus Widerstände sich geltend machen, die, wie ich in früheren Veröffentlichungen ausgeführt habe, in einer Altersveränderung der Zellkolloide, die z. B. in einer Viskositätsänderung sich kundtut, ursächlich begründet sind. Ohne diese Widerstände würde tatsächlich die Entwicklung gemäß $s = vt$ immer weiter gehen müssen und nicht durch einen Tod beendet werden können. In Wirklichkeit ist das natürlich nicht der Fall, so daß der Entwicklungsweg s durch Subtraktion des Gliedes $\frac{1}{2}\, gt^2$ einen Höchstwert erhält. Setzt man im absoluten Optimum diesen Endwert $s = 100$, so ergibt sich die Bestimmung der Konstanten P und g wie folgt: Wenn

$$s = Pt - \frac{1}{2} gt^2 \tag{1}$$

ist, dann ist die Geschwindigkeit

$$v = \frac{ds}{dt} = P - gt. \tag{2}$$

Die Entwicklungsgeschwindigkeit ist also keine konstante Größe, wie wir bisher sagten, sondern ändert sich mit der Zeit und wird im Tode (also für $s = 100$) gleich Null (siehe den Stab v der Tabelle 3). Im Optimum sei nun die Lebensdauer L_0 und $g = g_0$, dann ist im Tode $v = P - g_0 L_0 = 0$ und

$$L_0 = \frac{P}{g_0}. \tag{3}$$

Gleichung (1) wird dann für $t = L_0 = \frac{P}{g_0}$ zu

$$s = \frac{P^2}{2 g_0} = 100. \tag{4}$$

Aus Gleichung (3) und (4) ergibt sich für *Prodenia littoralis*: $P = 0{,}2132$ und $g_0 = 0{,}00022727$.

Mit diesen Größen P und g_0 ist nun mit Hilfe der Gleichung

$$s = Pt - \frac{1}{2} g_0 t^2$$

für jede Entwicklungsstufe, deren Zeit t wir durch die Beobachtung kennen, ein zugehöriger s-Wert für die Entwicklung im Optimum zu errechnen. In Tabelle 3 sind diese s-Werte für jede Entwicklungsstufe wiedergegeben. Zu bemerken ist, daß die unter t angeführten Zeiten zum

Teil kürzer sind als die in Tabelle 2. Sie entsprechen aber genauer den wirklichen Zeiten und sind gemäß dem Verlauf der Entwicklung nach kurzdauernder Einwirkung höherer Temperaturen verbessert worden. Auf die Methode, wie durch solche Versuche genauere Zahlen zu erhalten sind, kann erst später eingegangen werden. Weiter ist aus der Formel

$$v = P - g_0 t$$

auch die zu jeder Entwicklungsstufe gehörige Entwicklungsgeschwindigkeit v ebenso leicht zu errechnen. Die Tabelle 3 gibt[1] dann noch die Dauer

Tabelle 3. Der Verlauf der Entwicklung im Optimum. t ist die beobachtete Zeit in Stunden, s der daraus als „Weglänge der Entwicklung" errechnete Zahlenwert für die Entwicklungsstufen. Der Verlauf der Entwicklung entspricht einer gleichmäßig verzögerten Bewegung.

Entwicklungsstufen	Zeit	Weg	Geschwindigkeit	Stadium	Jedes Stadium	
					in t	in s
	t	s	v			
Geburt	0	0	0,2132 (= P)			
Mandibeln werden sichtbar.	25	5,26	0,2075	Ei ohne äußere Kennzeichen .	25	5,26
Mandibeln dunkelbraun	35	7,32	0,2053	Ei hell mit Mandibeln	10	2,06
Ei wird schwarz. . .	40	8,35	0,2041	Ei tiefgelb mit dunklen Mandibeln	5	1,03
Schlüpfen der Raupe.	45	9,36	0,203	Ei schwarz . . .	5	1,01
1. Häutung	84	16,92	0,1941	Raupe I	39	7,56
2. Häutung	107	21,96	0,1889	Raupe II	23	5,04
3. Häutung	147	28,91	0,1798	Raupe III . . .	40	6,95
4. Häutung	180	34,76	0,1724	Raupe IV . . .	33	5,85
5. Häutung	219	41,28	0,1635	Raupe V	39	6,52
Verwandlg. in Präpupa	283	51,64	0,1489	Raupe VI. . . .	64	10,36
Verpuppung.	303	54,19	0,1444	Präpupa	20	2,55
Schlüpfen des Falters	435	71,2	0,1145	Puppe	132	17,01
Reife	459	73,93	0,1091	Reifung.	24	2,73
Kritisches Alter . . .	720	94,35	0,0497	Geschlechtstier .	261	20,42
Greisentod	938	100	0	Greis	218	5,65

der einzelnen Stadien und die Größe des Entwicklungsweges von Stufe zu Stufe an. Daraus ist zu ersehen, daß die Entwicklung in der Jugend sehr rasch, im Alter dagegen viel langsamer vorwärts schreitet. So gebraucht z. B. das Ei während der Embryonalentwicklung von der Ge-

[1] Durch diese Tabelle 3 sind die früher von mir (1929) veröffentlichten Daten, welche auf den Zeiten der Tabelle 2 fußten, überholt.

burt bis zum Erscheinen der Mandibeln 25 Stunden für 5,26 Entwicklungs (= Weg-)einheiten, der Falter dagegen für 5,65 Entwicklungseinheiten 218 Stunden; Raupe II entwickelt sich in 23 Stunden durch 5,04 *s*-Einheiten hindurch, der Jungfalter aber in 24 Stunden nur durch 2,73 *s*-Einheiten.

Diese Darstellungsart für die Weglänge der Entwicklung hat grundsätzliche Bedeutung. Man hat nämlich nunmehr für die Entwicklung nicht mehr allein morphologische Charaktere (Ei, Raupenstadien, Puppe, Falter), sondern für jedes Entwicklungsstadium kann eine Zahl gesetzt werden, die eindeutig den Entwicklungszustand kennzeichnet. Wenn z. B. *Prodenia* eine Entwicklung bis $s = 9{,}36$ durchgemacht hat, so heißt das, daß die Räupchen gerade aus dem Ei schlüpfen, oder bis $s = 38$, daß eine Raupe mitten im Stadium *V* steht. Andererseits kann man genau bestimmen, daß nach $t = 10$ Stunden der Embryo sich bis zu $s = 2{,}02$ entwickelt hat. Es wird später deutlich werden, welche Bedeutung diese zahlenmäßige Charakterisierung des Entwicklungsstadiums z. B. für die Vorausberechnung des Todpunktes nach kurzdauernder Einwirkung schädlicher Temperaturen hat, ja es wird die Rechnung überhaupt erst dadurch ermöglicht.

Diese Zahlen für die Weglänge der Entwicklung geben nicht etwa an, wieviel Prozent der optimal möglichen Lebensdauer das Insekt zurückgelegt hat, sondern es handelt sich hier um eine völlig neue Einheit für den Entwicklungsverlauf, die ich *s* nenne, und welche die Entwicklung ebenso mißt, wie etwa Celsiusgrade die Temperatur. Da im absoluten Optimum eines Organismus die Lebensdauer mit einem physiologischen Alterstod abschließt und wir die Entwicklung von der Geburt bis zu diesem normalen Greisentod gleich 100 Einheiten setzen, existieren *s*-Werte kleiner als Null und größer als 100 biologisch nicht.

Die Notwendigkeit einer solchen zahlenmäßigen Charakterisierung der Weglänge der Entwicklung ergab sich zwangsläufig, als es sich bei den Versuchen darum handelte, den Einfluß solcher Temperaturen herauszufinden, die in der Nähe des gesuchten kritischen Wärmepunktes lagen. Die in Abb. 4 eingetragene vitale Zone mußte nämlich bei tatsächlichem Vorhandensein eines kritischen Wärmepunktes sich dadurch auszeichnen, daß in ihr $s = 100$ blieb, d. h. keine Verkürzung des Entwicklungsweges eintrat. Wie aus der Lebensdauerkurve in Abb. 4 hervorgeht, ist ja die Lebensdauer als solche zeitlich in allen Temperaturen verschieden. Es war also durch die Größe der Lebensdauer allein ein direkter Vergleich nicht möglich. Durch Dauerversuche und durch mannigfach in der Expositionszeit variierte Experimente mit kurzdauernder Einwirkung verschiedener Temperaturen auf Eier und Raupen, die, ins Optimum zurückgebracht, weiter beobachtet wurden, ergab sich, daß eine vitale Zone in dem oben gekennzeichneten Sinne, also auch die entsprechenden

kritischen Punkte nicht existieren. Es zeigte sich vielmehr, daß in Wirklichkeit schon bei Temperaturen, die wenig außerhalb des Optimums liegen, Schäden eintreten, die bei Temperaturen nahe dem Optimum sich in einer zur Gesamtlebensdauer relativen Verkürzung der Falterzeit, bei etwas höheren Temperaturen dann auch durch Störungen in der geschlechtlichen Tätigkeit, der Befruchtungsfähigkeit und der Eiproduktion geltend machen. Je weiter die Temperaturen vom Optimum entfernt liegen, desto größer ist die Schädigung, so daß sukzessive der Tod als Falter, als Puppe, Raupe oder Ei erfolgt. Die Lebensdauer allein ergibt also keinen Maßstab für die Größe der Schädigung, da sie ja (Abb. 4) teils größer, teils kleiner als die Lebensdauer im Optimum ist.

2. Die Beobachtungen über den Verlauf der Entwicklung in höheren Temperaturen.

Um an den umstrittenen kritischen Wärmepunkt heran zu kommen, ging ich nicht wie bisher von den mittleren (vitalen) Temperaturen, sondern von höheren aus, bei denen die Schädigungen offensichtlich waren. Methodisch wurde genau so verfahren wie bei den Versuchen im Optimum. Benutzt wurden in der Regel etwa 50—100 Eier und mehr für jeden Versuch, die meist nachts im Optimum abgelegt worden waren. Besonderer Wert wurde auf die Häutungszeiten der Raupen gelegt, da mit ihnen am einfachsten zu arbeiten war. Die beobachteten Zeiten sind in Tabelle 4 wiedergegeben[1].

Bei den Berechnungen kam es hauptsächlich darauf an, die beobachteten Zeiten für alle Entwicklungsstufen und für die in der betreffenden Temperatur beobachtete Lebensdauer nach denselben Gesichtspunkten wie im Optimum zu erfassen, d. h. ebenfalls unter dem Bilde einer verzögerten Bewegung. Desgleichen mußte der Endwert der Entwicklung in dieselbe Formel mit ihren Konstanten eingehen. Wenn ich gleich hier erwähne, daß das Gleiche auch für die Beobachtungen über die kurzdauernde Wirkung dieser Temperaturen bei Weiterzucht im Optimum gilt, so ist verständlich, daß es vielen Hin- und Herrechnens bedurfte, ehe das Gesamtverhalten von *Prodenia* in den einzelnen Versuchen durch einheitliche Formeln mit gleichen Temperaturkonstanten zur Darstellung gebracht werden konnte. Ich erwähne dies besonders deswegen, weil es nicht angeht, das gesamte Protokollmaterial und den Gang der Rechnungen hin und zurück hier wiederzugeben, aber dadurch, daß es gelang, die errechneten Zeiten für jedes Entwicklungsstadium sowohl bei den Dauerversuchen wie bei den Beobachtungen im Optimum nach kurzdauernder Einwirkung der verschiedenen Temperaturen mit den experimentell gefundenen Zeiten innerhalb der Beobachtungsgrenze in

[1] Gearbeitet wurde in Brutschränken der Fa. Lautenschläger, Berlin, mit elektrischer Heizung, deren Temperaturen sehr gut konstant waren.

Tabelle 4. Der Verlauf der Entwicklung in höheren Temperaturen. $t_0 = 10$, $^*t_0 = 14$.

Entwicklungsstufen	33°		34°		35°		36°		37°		40°	
	t beobachtet	t berechnet	t beobachtet	t berechnet	t beobachtet	t berechnet	t beobachtet	t berechnet	t beobachtet	t berechnet	t beobachtet	t berechnet
Mandibeln werden sichtbar	< 24	15		16	< 24	16	< 24	16	< 24	16	< 24	17
Mandibeln dunkelbraun	< 32	24	< 35	27	< 32	26	< 32	26	< 32	26	< 50	30
Ei wird schwarz		28		31		31	< 46	31	< 46	32	< 50	38
Schlüpfen der Raupe	< 48	34	< 47	36	< 41	36	< 48	36		38		48
1. Häutung	< 78	73	< 80	74	< 79	76	< 105 ~ 79	80		84	+	+
2. Häutung	< 105	99	< 118	101	< 116	105	< 201	114		139	+	+
3. Häutung	< 150	138	< 144	142	< 144	150 143*		172	+	+	+	+
4. Häutung	< 176	171	< 189	178	< 217	191		250	+	+	+	+
5. Häutung	< 248	210	< 288	220		245	+	+	+	+	+	+
Verwandlung in Präpupa		282	< 360	298		378	+	+	+	+	+	+
Verpuppung		298	< 384	321		440	+	+	+	+	+	+
Schlüpfen des Falters		449		519	+	+	+	+	+	+	+	+
Tod		880		705		503		330		215		75
S		91,12		76,52		54,82		36,92		24,82		11,02
L		890		715		513		340		225		85

Übereinstimmung zu bringen, haben die Vorstellungen von dem Verlauf der Entwicklung eine gesicherte Grundlage erhalten.

Unter Berücksichtigung der im Optimum gewonnenen Erkenntnisse wurde auch hier zunächst die Formel einer verzögerten Bewegung

$$s = Pt - \frac{1}{2} gt^2$$

zugrunde gelegt, in der naturgemäß g in jeder Temperatur einen anderen Wert haben muß, da der Grad der Verzögerung jedesmal unterschiedlich ist. Es ist dann die Lebensdauer in der Temperatur T (vgl. Gleichung [3]), die mit L_T bezeichnet werden mag,

$$L_T = \frac{P}{g} \tag{5}$$

und der Endwert der Entwicklung

$$S_T = \frac{P^2}{2g}. \tag{6}$$

Um zu den beobachteten Zeiten t für die einzelnen Entwicklungsstufen zu gelangen, wird die Gleichung (1) nach t aufgelöst:

$$t = \frac{1}{g}\left(P - \sqrt{P^2 - 2gs}\right), \tag{7}$$

in die dann der betreffende s-Wert für diejenige Entwicklungsstufe eingesetzt wird, für welche die Zeit t errechnet werden soll. Diese Gleichung gilt jedoch nur, wenn von frischgelegten Eiern mit der Anfangsgeschwindigkeit P ausgegangen wird. In Tabelle 4 hatte aber das Ausgangsmaterial, da die Eier während der Nacht abgelegt und erst morgens gefunden wurden, bereits eine Anzahl von Stunden im Optimum gelegen, und es muß diese Zeit mit berücksichtigt werden, weil die Entwicklung schon begonnen hatte, als die Eier in die Temperaturen gebracht wurden. Die nach verschiedenen Stunden (t_0) erreichte Entwicklungsstufe sei mit s_0, die zugehörige Entwicklungsgeschwindigkeit mit v_0 bezeichnet. Dann ist entsprechend den Formeln des Optimums

$$s_0 = Pt - \frac{1}{2} g_0 t_0^2$$

$$v_0 = P - g_0 t_0 .$$

In Tabelle 5 sind für mehrere Zeiten die entsprechenden Werte angeführt.

Tabelle 5. Die Entwicklung von eben gelegten Eiern im Optimum.

t_0	0	3	7	10	12	14
s_0	0	0,639	1,485	2,121	2,543	2,963
v_0	0,2132	0,2125	0,2116	0,2109	0,2105	0,21

Da — wie gesagt — meist nur mit Eiern gearbeitet werden konnte, die während der Nacht abgelegt waren, lag die Zeit t_0 nicht genau fest. Es

mußte also versucht werden, mit mehreren t_0-Werten und dem entsprechenden s_0 und v_0 den beobachteten Verlauf zu errechnen. Es stellte sich bei der Berechnung heraus, daß das Ergebnis dann als genügend angesehen werden konnte, wenn der errechnete Wert kleiner als der beobachtete war. Daß der berechnete Wert manchmal bedeutend kleiner ist als der beobachtete, hat seine besonderen biologischen Gründe, auf die aber erst später eingegangen werden kann.

Bei Einbringen in die höhere Temperatur haben also die Eier bereits die Entwicklungsstufe s_0 mit der Geschwindigkeit v_0 erreicht, so daß die Entwicklung in der Temperatur T nach der Gleichung

$$s - s_0 = v_0 t - \frac{1}{2} g t^2 \tag{8}$$

weiterläuft. Dann ist

$$t = \frac{1}{g}\left(v_0 - \sqrt{v_0^2 - 2g(s - s_0)}\right). \tag{9}$$

Mit dieser Gleichung gelingt die Berechnung nach Tabelle 4 für alle Temperaturen von 34—40°. In allen Tabellen bedeutet das leere Feld, daß genaue Beobachtungen an dieser Stelle nicht vorliegen, das Kreuz, daß hier der Organismus bereits abgestorben ist. In Tabelle 4 ist im allgemeinen mit $t_0 = 10$ gerechnet worden, nur da, wo die errechnete Zeit t, d. h. die Zeit, welche der Organismus in der betreffenden Temperatur zubringt, größer als der beobachtete Wert ist, ist als zweite Zahl die mit $t_0 = 14$ errechnete Zeit (mit einem Stern versehen) beigefügt.

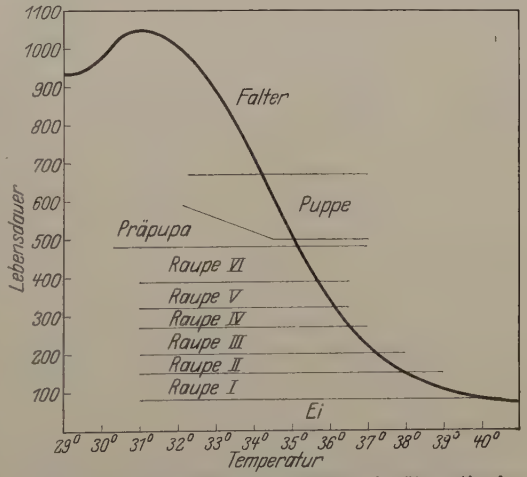


Abb. 5. Die Lebensdauer von *Prodenia* in überoptimalen Temperaturen. Die Abschnitte zeigen an, in welchem Entwicklungsstadium der Temperaturtod erfolgt.

Für 33° und noch näher dem Optimum gelegene Temperaturen reicht aber die Formel nicht mehr aus. Genaue Einzelversuche liegen hier nur für 33° vor. Für noch niedrigere Temperaturen (31°) können nur gelegentliche Beobachtungen an Großzuchten herangezogen werden, die einen Anhaltspunkt für die Lebensdauer (vgl. Abb. 5) bieten. Im übrigen mußten die Werte für L_T und S_T graphisch interpoliert werden. Jedoch zeigen die Versuche in 33° und der Verlauf der L_T-Kurve in Abb. 5 mit aller Deutlichkeit, daß hier eine andere Art einer verzögerten Bewegung

vorliegt, die anscheinend für den ganzen Verlauf der Lebensdauerkurve in der vitalen Zone der Abb. 4 gilt, wo $L_T > L_0$ ist. Die Bewegung, welche nach den bisherigen Formeln als gleichmäßig verzögert angesehen werden konnte, wird hier ungleichmäßig verzögert.

Um die Art dieser Ungleichmäßigkeit heraus zu finden, wählen wir als Grundlage den Verlauf der Lebensdauerkurve in Abb. 5 und die Kurve des Endwertes der Entwicklung S_T in Abb. 6, die das Endergebnis aller Beobachtungen und Berechnungen zeigen Die Kurven bringen zum Ausdruck, welche größte Weglänge der Entwicklung in den betreffenden Temperaturen von *Prodenia littoralis* erreicht werden kann[1], und in welcher kürzesten Zeit diese Entwicklung möglich ist. Um die Verlängerung der Lebensdauer in Temperaturen wenig oberhalb des Optimums (und auch für Temperaturen kleiner als 29°) zu erhalten, muß in Gleichung (5) noch eine Größe h zugefügt werden[2], so daß

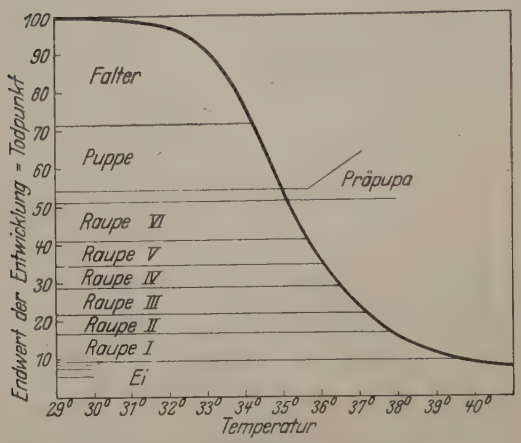


Abb. 6. Der Endwert der Entwicklung von *Prodenia* in überoptimalen Temperaturen.

$$L_T = \frac{P+h}{g} \tag{10}$$

wird. Daraus folgt (vgl. die Ableitung von Gleichung [3]), daß

$$v = P + h - g\,t \tag{11}$$

ist. Andererseits kann aber der Endwert der Entwicklung S_T niemals größer als 100 sein, so daß die der Gleichung (6) entsprechende Beziehung

$$S_T = \frac{(P+h)^2}{2\,g}$$

um einen bestimmten Betrag K_T wieder verkleinert werden muß:

$$S_T = \frac{(P+h)^2}{2\,g} - K_T \cdot \tag{12}$$

---

[1] Eine Parallele zu diesem S_T-Wert bietet bei Pflanzen die erreichte Endlänge des Wachstums in verschiedenen Temperaturen (siehe SILBERSCHMIDT).

[2] Eine Verkleinerung des g-Wertes ist nicht angängig, da g immer größer als g_0 bleiben muß, weil sonst an irgendeiner Stelle der Temperaturskala (vgl. Abb. 7) g wieder gleich g_0 werden müßte.

Dieser Wert entspricht der Integrationskonstante K bei der Integration der Gleichung (11):

$$s = \int v\,dt = Pt - \frac{1}{2}gt^2 + ht - K. \tag{13}$$

Daraus folgt

$$t = \frac{1}{g}\left(P + h - \sqrt{(P+h)^2 - 2g(s+K)}\right)$$

oder unter Berücksichtigung einer schon im Optimum begonnenen Entwicklung in der Zeit t_0:

$$t = \frac{1}{g}\left(v_0 + h - \sqrt{(v_0+h)^2 - 2g(s - s_0 + K)}\right). \tag{14}$$

Die mit Hilfe dieser Gleichungen durchgeführten Berechnungen führen zu Werten, welche in Tabelle 6 niedergelegt sind, nach denen die

Tabelle 6. Die Lebensdauer (L_T), der Todpunkt (S_T) und die Größe der Konstanten gemäß dem Verlauf der Entwicklung unter dem Bilde von ungleichmäßig verzögerten Bewegungen.

T	L_T	S_T	g	Quadratische Gleichung		Kubische Gleichung	
				h	K_T	$10^{-8} \cdot h$	C_T
29°	938	100	0,0002273	0	0	0	0
30°	980	99,4	0,000228	0,0101	10	2,146	3,2
31°	1050	98,7	0,000229	0,027	27,3	4,96	8,4
32°	1007	97	0,00023	0,0183	19,5	3,62	7,4
33°	890	91	0,000244	0,0038	5,7	0,96	3,3
34°	712	75,9	0,0003	0,0003	~ 0	~ 0	~ 0
35°	507	54,1	0,00042	0,0001	~ 0	0	0
36°	333	35,5	0,00064	~ 0	0	0	0
37°	218	23,2	0,00098	0	0	0	0
38°	150	16	0,00142	0	0	0	0
39°	109	11,6	0,00195	0	0	0	0
40°	85	9,1	0,0025	0	0	0	0

Kurven in Abb. 5, 6, 7 und 8 gezeichnet wurden. Die Werte von K_T ergeben sich auf sehr einfache Weise durch Vergleich der Gleichung (12) ohne K_T mit den Werten für S_T in Abb. 6. Es läßt sich jedoch leicht durch ein Gedankenexperiment ableiten, daß in der Gleichung (13) die Größe K nicht für alle Zeiten t gleich K_T sein kann. Nehmen wir an, die Eier blieben nur für wenige Sekunden in der Temperatur T, so ist naturgemäß $Pt - {}^1/_2\,gt^2 + ht$ sehr klein und zwar kleiner als K_T: also müßte s einen negativen Wert erhalten, was biologisch ohne Sinn wäre. Das heißt aber, daß K eine Funktion der Zeit ist:

$$K = f(t).$$

Damit wird aber in Gleichung (13) an Stelle von K ein weiteres Glied mit

t eingefügt und die dann neu anzugliedernde Integrationskonstante K' wäre wiederum eine Zeitfunktion usw. Von vornherein lag es nahe, für die ungleichmäßig verzögerte Bewegung die bekannte Gleichung

$$s = Pt - \frac{1}{2} gt^2 + \frac{1}{6} ht^3 - C \qquad (15)$$

zu wählen, und es wurde auch mit Erfolg versucht, mit dem t dieser Gleichung die beobachteten Werte der Tabelle 4 für 33° zu berechnen.

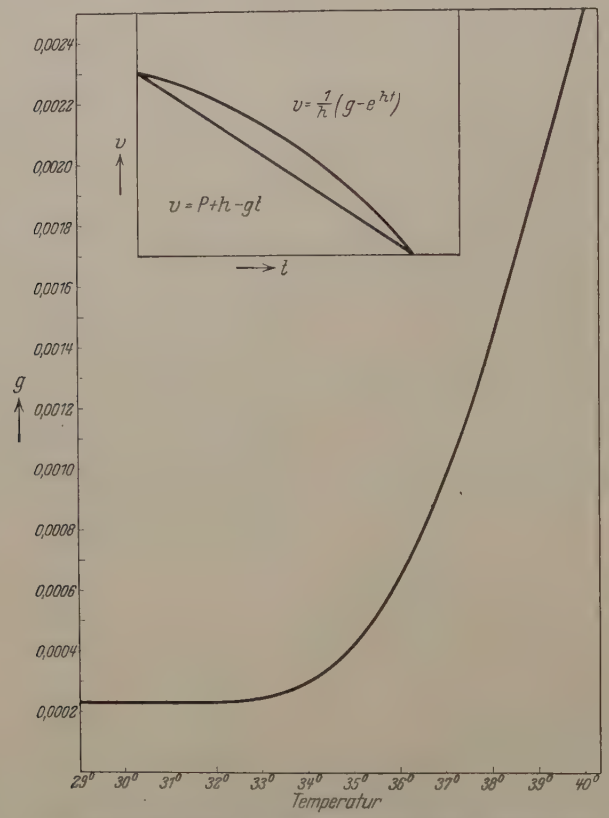


Abb. 7. Die Verzögerungskonstante g als Temperaturfunktion. Beifigur: Der Abfall der Entwicklungsgeschwindigkeit als Zeitfunktion.

Da es aber schon mit Gleichung (14) gelang, die Rechnung bis in die Beobachtungsgrenze zu führen, wie die Zahlen in Tabelle 4 belegen, ist eine sichere Entscheidung zwischen den Gleichungen (13) und (15) durch die Häutungszeiten nicht möglich; jedoch zeigen die Zahlen der Tabelle 6 rechts durch den kleineren Wert C'_T (für den ganzen Entwicklungsverlauf), daß die ersten drei Glieder der Gleichung (15) sich weit mehr dem S_T-Wert der Abb. 6 nähern, als es bei der Gleichung (13) der Fall ist.

Aber auch C muß ebenso wie K eine Zeitfunktion sein, so daß wir damit zu einer Reihenentwicklung kommen, die wahrscheinlich folgende Form hat:

$$s = Pt - \frac{gt^2}{2!} + \frac{ht^3}{3!} - \frac{h't^4}{4!} + \frac{h''t^5}{5!} - \cdots$$

Es bedarf weiterer Untersuchungen besonders in der vitalen Zone der Temperaturen, um den Charakter dieser Reihe genauer festzulegen. Es sei darum hier nur kurz an einem einfachen Fall angedeutet, welcher Art

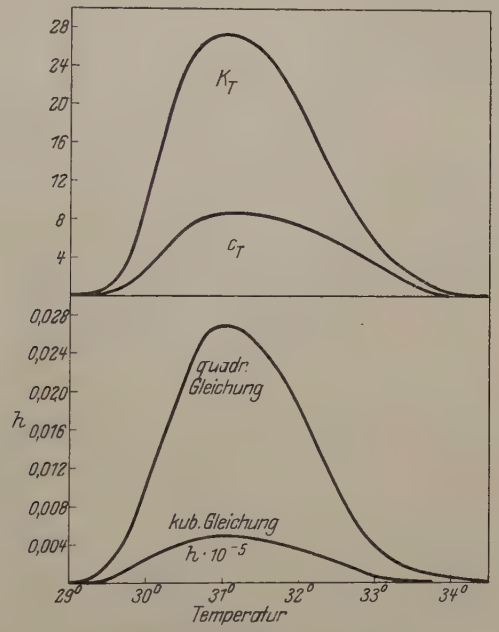


Abb. 8. Die Temperaturabhängigkeit der Konstanten h, K_T und C_T.

die Summenformel der Reihe vermutlich sein wird. Es ist der sinus hyperbolicus t

$$\mathfrak{Sin}\, t = \frac{e^t - e^{-t}}{2} = t + \frac{t^3}{3!} + \frac{t^5}{5!} + \cdots$$

und der cosinus hyperbolicus t

$$\mathfrak{Cos}\, t = \frac{e^t + e^{-t}}{2} = 1 + \frac{t^2}{2!} + \frac{t^4}{4!} + \cdots$$

Dann ist:

$$\mathfrak{Sin}\, t - \mathfrak{Cos}\, t + 1 = 1 - e^{-t} = t - \frac{t^2}{2!} + \frac{t^3}{3!} - \frac{t^4}{4!} + \frac{t^5}{5!} + \cdots *$$

* Natürlich werden in Wirklichkeit die Beziehungen nicht so einfach sein und andere Konstanten haben als die Zahl e. Aus diesem Grunde besonders werden die hyperbolischen Funktionen herangezogen werden müssen.

Kurvenmäßig entspricht der Verlauf solcher Funktion dem biologischen Tatbestand besser, weil die Parabel der Gleichung (1) nach Erreichung des Höchstwertes ($s = 100$) wieder absinkt, während die exponentiale Funktion auf der gleichen Höhe verbleibt. Die Entwicklung ist irreversibel, die Bewegung z. B. beim Wurf nach oben dagegen reversibel.

Da auch die logarithmische Reihe ähnlich gebaut ist wie die obere Reihe für s, so liegt die Vermutung nahe, daß die wirkliche Beziehung zwischen der Weglänge der Entwicklung s und der Zeit t exponentialen bzw. logarithmischen Charakter haben, also dem Exponentialgesetz unterliegen wird. Wenn wir z. B. annehmen, daß die Verzögerung ungleichmäßig wird nach

$$\frac{dv}{dt} = -g + hv,$$

d. h. daß $\frac{dv}{dt}$ sich mit der Geschwindigkeit ändert, so ist

$$\int \frac{dv}{-(g-hv)} = \int dt$$

$$\frac{1}{h} \ln(g - hv) = t$$

$$g - hv = e^{ht}.$$

Dann ist

$$v = \frac{ds}{dt} = \frac{1}{h}(g - e^{ht}) \tag{16}$$

und

$$s = \frac{1}{h}\left(gt - \frac{e^{ht}}{h}\right). \tag{17}$$

Bevor jedoch genaue Einzeluntersuchungen über den Verlauf der ganzen Entwicklung in den vitalen Temperaturen vorliegen, müssen wir uns mit den Näherungsformeln begnügen, wie sie durch die Anfangsglieder der Reihe gegeben sind, und die Endglieder durch einen Sammelwert K ersetzen. Im allgemeinen wird die quadratische Form der Gleichung (13) genügen, die zunächst den Vorteil einer einfacheren Rechnung gegenüber der kubischen und exponentialen bietet. In dem hier bearbeiteten Fall der *Prodenia littoralis* genügt sie, wie die weiteren Ausführungen zeigen werden, tatsächlich für die vorliegenden Beobachtungen und die Kenntnisse, die wir auch sonst bis heute von dem Verlauf der Entwicklung unter Einfluß der Umweltfaktoren haben.

Ich sagte schon, daß der Wert K_T in Tabelle 6 nur für die Gesamtentwicklung bis zum Tode des Organismus gilt und gleich

$$K_T = \frac{(P+h)^2}{2g} - S_T$$

ist, d. h. nur wenn $t = L_T$ ist. In der Gleichung (13) aber, welche den Entwicklungsgang in der Zeit wiedergibt, ist K als Zeitfunktion veränderlich. Es muß also z. B. für die Embryonalentwicklung ein anderes K ge-

wählt werden als im späteren Alter. Abb. 9 gibt den Verlauf von K in 33° wieder. Eine allerdings noch grobe Methode, wie zu dieser Kurve zu gelangen ist, zeigt Abb. 10. Für frisch gelegte Eier ist

$$s = (P + h)t - \frac{1}{2} g t^2 - K.$$

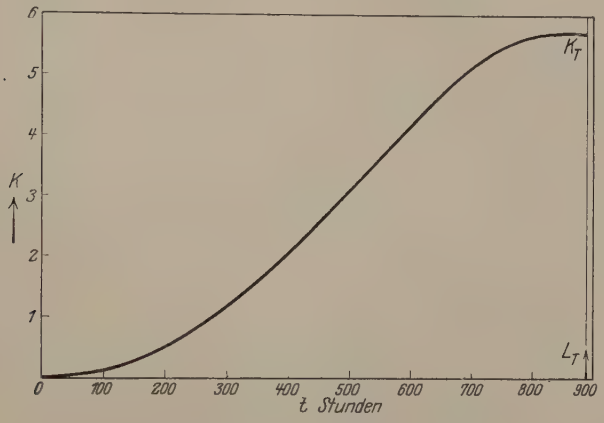


Abb. 9. Der Wert K in 33° als Zeitfunktion.

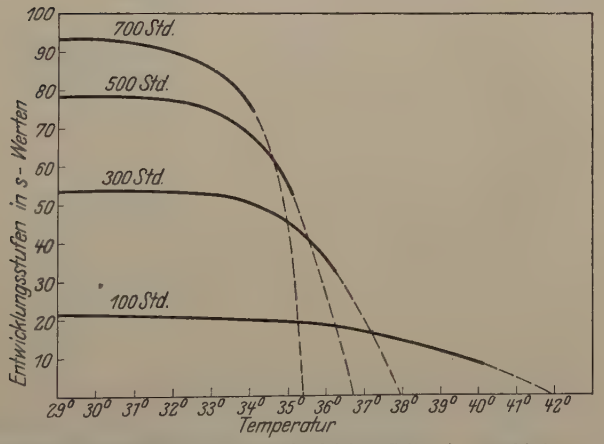


Abb. 10. Die Entwicklungsstufen, welche nach gleichen Zeiten in verschiedenen Temperaturen erreicht werden. Näheres im Text.

Setzen wir nun in diese Gleichung verschiedene Zeiten ($t = 100$, 300 usw. Stunden) ein und errechnen s, so ergeben sich, da von 34° ab $K \sim 0$ ist (vgl. Tabelle 6), s-Werte für das Optimum von 29° und für die Temperaturen höher als 34°. Da die Zeiten zum Teil länger sind als die Lebensdauer in den betreffenden Temperaturen, so erhalten wir für den punktierten Teil der Kurve in Abb. 10 s-Werte, die biologisch nicht reali-

siert sind, da die Entwicklung ja nicht reversibel ist. Die Grenzen der biologischen Daten (voll ausgezogene Kurven) sind durch die S_T-Kurve der Abb. 6 gegeben. Trotzdem zeichnen wir die ganze Kurve, deren Verlauf uns nun durch Interpolation den richtigen s-Wert für die Zwischentemperaturen gibt, so daß dann

$$K = (P + h)\,t - \frac{1}{2}\,g\,t^2 - s$$

ist. Ebenso wie wir hier von frisch gelegten Eiern ausgingen, kann man auch jede andere Entwicklungsstufe als Anfang wählen:

$$s = s_0 + (v_0 + h)\,t - \frac{1}{2}\,g\,t^2 - K,$$

wo der Organismus schon eine Entwicklung bis zu irgendeinem s_0-Wert durchgemacht und eine entsprechende Geschwindigkeit v_0 erreicht hat. So erhält man reichliche Unterlagen für den Verlauf der Kurve $K = f(t)$, die in Abb. 9 dargestellt ist.

Mit den Werten dieser Kurve ist der Gang der Entwicklung in Tabelle 4 für 33° berechnet worden, die zeigt, daß die Rechenmethoden auch für Temperaturen nahe dem Optimum zunächst genügen. Der letzte Querstab in Tabelle 4 gibt die Gesamtlebensdauer an und ist $L = t_0 + t$. Im vorletzten Stab ist der Todpunkt (d. i. die Entwicklungsstufe, auf welcher der Tod eintritt), der mit S bezeichnet wird, eingetragen, der sich leicht daraus errechnet, daß beim Einbringen in die Temperatur mit der Entwicklungsstufe s_0 die Entwicklungserwartung

$$S - s_0 = \frac{(v_0 + h)^2}{2g} - K_T$$

ist. Dadurch, daß die Eier sich erst 10 Stunden im Optimum entwickelten, liegt der Todpunkt ein wenig weiter als S_T in Tabelle 6, in der $t_0 = 0$ ist.

Tabelle 7 gibt die Dauer der einzelnen Entwicklungsstadien in den verschiedenen Temperaturen an. Für die in Klammern stehenden Zahlen ist zu bemerken, daß ein Teil dieses Stadiums schon während der Liegezeit im Optimum durchlaufen wurde und die Zahlen nur die Zeit t in der Temperatur T angeben. Auf das Bild, das sich nunmehr über den Verlauf der Entwicklung in verschiedenen Temperaturen ergibt, soll erst später im Zusammenhang eingegangen werden, wenn die kurzdauernde Einwirkung dieser Temperaturen besprochen worden ist. Beachtenswert ist, daß bei der Temperatur, wo $L_T = \frac{L_0}{2}$ wird, auch $S_T = \frac{S_0}{2} = 50$ und $g = 2\,g_0$ ist (35,2°). Ob es sich hier um einen Spezialfall bei *Prodenia* oder um eine allgemeine Erscheinung handelt, verdient weiter untersucht zu werden, zumal gleichzeitig hier der Wendepunkt der Kurven für S_T und L_T zu liegen scheint.

Tabelle 7. Die Dauer der einzelnen Stadien bei Entwicklung in höheren Temperaturen für 10 Stunden alte Eier ($t_0 = 10$).

Stadium	Optimum	33°	34°	35°	36°	37°	40°
Ei ohne äußere Kennzeichen	25	(15)	(16)	(16)	(16)	(16)	(17)
Ei hell mit Mandibeln	10	9	11	10	10	10	13
Ei tiefgelb mit dunklen Mandibeln	5	4	4	5	5	6	8
Ei schwarz	5	6	5	5	5	6	10
Raupe I	39	39	38	40	44	46	27+
Raupe II	23	26	27	29	34	55	+
Raupe III	40	39	41	45	58	76+	+
Raupe IV	33	33	36	41	78	+	+
Raupe V	39	39	42	54	80+	+	+
Raupe VI	64	71	78	133	+	+	+
Präpupa	20	17	23	62	+	+	+
Puppe	132	151	198	63+	+	+	+
Falter	503	431	186	+	+	+	+

3. Beobachtungen über den Entwicklungsverlauf im Optimum nach kurzdauernder Einwirkung höherer Temperaturen.

Auch bei diesen Versuchen wurde meist von Eiern ausgegangen, die während der Nacht im Optimum gelegt worden waren. Unter optimalen Feuchtigkeitsverhältnissen verblieben die Eier dann eine bestimmte Zeit t_1 in der Temperatur T und wurden danach in das Optimum von 29° zurückgebracht und weitergezogen, um die Änderung der Häutungszeiten durch ein solches kurzdauerndes Erlebnis kennen zu lernen und damit die Wirkungsgröße der Temperaturen auch im Stufenversuch herauszufinden. Das Ergebnis dieser Versuche ist in Tabelle 8 und 9 niedergelegt.

Auch hier wurden wieder die kürzesten Zeiten aus den Beobachtungen ausgewählt, welche *Prodenia* im Optimum benötigt, um die Entwicklungsstufen zu erreichen. Die wagerechten Striche bedeuten, daß diese Stufe noch in der Temperatur T erreicht wird. In Tabelle 10 wurden eben geschlüpfte Jungraupen verschiedene Zeiten in 40° gebracht und ihre Weiterentwicklung im Optimum beobachtet.

Für die Berechnung ergibt sich der Ansatz leicht aus den bisher verwendeten Gleichungen. Werden eben gelegte Eier in die Temperatur T gebracht, so ist in T nach der Zeit t_1

$$s_1 = (P + h)t_1 - \frac{1}{2} g t_1^2 - K$$

und

$$v_1 = P + h - g t_1 .$$

Tabelle 8. Der Entwicklungsverlauf im Optimum nach kurzdauernder Einwirkung höherer Temperaturen auf das junge Ei. t = Zeit im Optimum. $t_0 = 3$.

Entwicklungsstufen	33°: 10 Std.		33°: 56 Std.		33°: 127 Std.		35°: 48 Std.		35°: 50¼ Std.		35°: 122¼ Std.		36°: 50¾ Std.	
	t beobachtet	t berechnet	t beobachtet	t berechnet	t beobachtet	t berechnet	t beobachtet	t berechnet	t beobachtet	t berechnet	t beobachtet	t berechnet	t beobachtet	t berechnet
Mandibeln werden sichtbar	< 15	14	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Mandibeln dunkelbraun . .		23	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ei wird schwarz		27	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Schlüpfen der Raupe . . .	< 40	34	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1. Häutung	< 88	70	< 24	21	—	—	< 49	35	< 48	33	—	—	< 48	35
2. Häutung	<113	97	< 61	49	—	—	< 98	64	< 74	60	—	—	< 79	66
3. Häutung	<159	133	<113	86	< 40	15	<122	103	<106	101	< 46	29	<120	110
4. Häutung	<215	167	<161	118	< 64	50	<169	139	<146	137	< 80	67	<169	149
5. Häutung	<264	205		157	<122	87	<222	182	<216	179	<142	115	<240	195
Verwandlung in Präpupa .		269		222		151		253	<290	250		195	<336	278
Verpuppung		286		238		168		272	<312	270		218	<380	300
Schlüpfen des Falters . .		411		364		297		420	<504	420		406	<575	485
Tod		942		894		818		849		845		710		793
S		~100		~100		~100		91,85		91,5		81,7		81,9
L		955		953		948		900		898		835		847

Tabelle 9. Der Entwicklungsverlauf im Optimum nach kurzdauernder Einwirkung höherer Temperaturen auf das junge Ei.
t = Zeit im Optimum. $t_0 = 3$. $*t_0 = 10$.

Entwicklungsstufen	37°: 7¼ Std.		37°: 22½ Std.		37°: 24 Std.		37°: 35¼ Std.		40°: 6¼ Std.		40°: 7½ Std.		40°: 9 Std.		40°: 10 Std.	
	t beobachtet	t berechnet	t beobachtet	t berechnet	t beobachtet	t berechnet	t beobachtet	t berechnet	t beobachtet	t berechnet	t beobachtet	t berechnet	t beobachtet	t berechnet	t beobachtet	t berechnet
Mandibeln werden sichtbar. .		15		1	—	—	—	—		17		15		17		15
Mandibeln dunkelbraun. . .		26		12		8	—	—		30	< 42	26	< 41	26	< 40	29
Ei wird schwarz. .		32		17	< 25	13	< 16	5		35		32		33		32
Schlüpfen der Raupe . .	= 42	37	< 26	23	< 25	18	< 16	12	< 43	39	< 66	37	< 50	37	< 64	37
1. Häutung .	< 96	77	< 74	65	< 73	61	< 93	57	< 92	81	< 97	81	< 99	79	< 94	81
2. Häutung .	<137	103	<104	95	<103	88	< 95	87	<121	109	<138	108	<135	110	<136	112
3. Häutung .	<162	142	<145	139	<145	132	<136	132	<161	150	<162	152	<184	154	<166	156
4. Häutung .	<191	178	<176	173	<176	170	<167	172 164*	<195	189	<195	188		187	<207	196
5. Häutung .	<265	218	<243	218	<226	213	<231	221	<237	231	<257	233		230	<280	244
Verwandlung in Präpupa		286	<315	297	<314	294	<327	310	<331	308	<305	311 301*		319	<325	327 319*
Verpuppung.		306	<346	318	<337	314	<376	334	<360	328	<336	333		342	<383	350
Schlüpfen des Falters . .		448	<513	490	<527	488		555	<554	490		509		527	<542	550 540*
Tod		905		839		834		784		868		853		837		826
S		95,14		85,18		84,87		77,2		87,32		84,66		81,95		79,84
L		915		865		861		822		877		864		849		839

Tabelle 10. Entwicklungsverlauf im Optimum nach kurzdauernder Einwirkung höherer Temperaturen (40°) auf Jungraupen mit $s_0 = 9{,}36$, $v_0 = 0{,}203$; *: $s_0 = 11{,}37$, $v_0 = 0{,}2007$.

Entwicklungsstufen	6 Std.		9 Std.		15 Std.		25 Std.	
	t beobachtet	t berechnet	t beobachtet	t berechnet	t beobachtet	t berechnet	t beobachtet	t berechnet
1. Häutung	< 42	35	< 25	33 18*	< 32	30	< 48	24
2. Häutung	< 65	64	< 96	64	< 73	64	< 95	62
3. Häutung	<114	104	<138	106	< 97	112 97*	<145	120
4. Häutung	<162	141	<193	145	<146	153 141*	<174	174
5. Häutung	≈185	185	<283	191	<201	205 192*		243
Verwandlung in Präpupa		260		272		299		392
Verpuppung		280		293		328		450
Schlüpfen d. Falters.		441		475		720		+
Tod		828		795		729		619

In höheren Temperaturen wird h und K gleich Null. Dann ist

$$s_1 = Pt_1 - \frac{1}{2} g t_1^2$$

$$v_1 = P - g t_1 .$$

Mit dieser Geschwindigkeit v_1 und der Entwicklungsstufe s_1 tritt also der Organismus in das Optimum ein. Die Weiterentwicklung geht dann nach der Gleichung des Optimums

$$s - s_1 = v_1 t - \frac{1}{2} g_0 t^2$$

vor sich.

Werden die Eier erst nach der Liegezeit t_0 in die Temperaturen gebracht oder geht man, wie in Tabelle 10, von einem anderen Entwicklungsstadium aus, das im Optimum erreicht wurde, so ist der Entwicklungsverlauf nacheinander wie folgt:

I. Der Entwicklungsverlauf im Optimum von der Geburt als Ei bis zu der Entwicklungsstufe s_0 in der Zeit t_0. Erreicht wird die Entwicklungsgeschwindigkeit v_0.

$$s_0 = Pt_0 - \frac{1}{2} g_0 t_0^2$$

$$v_0 = P - g_0 t_0 .$$

II. In der Temperatur T geht die Entwicklung weiter in der Zeit t_1 bis zu der Entwicklungsstufe s_1 und der Entwicklungsgeschwindigkeit v_1:

$$s_1 = s_0 + (v_0 + h)t_1 - \frac{1}{2} g t_1^2 - K$$

$$v_1 = v_0 + h - g t_1$$

oder in höheren Temperaturen

$$s_1 = s_0 + v_0 t_1 - \frac{1}{2} g t_1^2$$

$$v_1 = v_0 - g t_1 .$$

III. Wieder in das Optimum gebracht, entwickeln sich die Tiere bis zum Tode, also in der Zeit t bis zum Todpunkt S, wo die Geschwindigkeit Null wird. Die Entwicklung selbst verläuft nach:

$$s - s_1 = v_1 t - \frac{1}{2} g_0 t^2$$

$$v = \frac{d(s - s_1)}{dt} = v_1 - g_0 t.$$

Daraus folgt für die verschiedenen Entwicklungsstufen im Optimum die Zeit

$$t = \frac{1}{g_0}\left(v_1 - \sqrt{v_1^2 - 2 g_0 (s - s_1)}\right).$$

Mit dieser Gleichung sind die Daten in den Tabellen 8, 9 und 10 errechnet worden. Die Gesamtlebensdauer des Tieres ist

$$L = t_0 + t_1 + t,$$

in der für $v = 0$ $t = \frac{v_1}{g_0}$ ist. Der Todpunkt S errechnet sich aus

$$S - s_1 = \frac{v_1^2}{2 g_0}.$$

Setzen wir nun noch in allgemeiner Form

$$v_1 = v_0 + h - g t_1 ,$$

so wird nach der Durchrechnung

$$S = \frac{(v_0 + h)^2}{2 g_0} - s_1 \frac{g - g_0}{g_0}$$

$$L = \frac{v_0 + h}{g_0} - t_1 \frac{g - g_0}{g_0} + t_0 .$$

Solche Daten für L und S sind den Tabellen angefügt. Wie sich die Dauer der Entwicklungsstadien nach der kurzdauernden Wirkung höherer Temperaturen auf das Ei verändert, ist aus Tabelle 11 zu ersehen.

4. Über die Wirkung nichtoptimaler Temperaturen auf den Entwicklungsverlauf.

In den vorhergehenden Abschnitten sollte lediglich gezeigt werden, daß die durch die Berechnung gefundenen Zahlen mit den Beobachtungen in gute Übereinstimmung zu bringen sind. Damit ist belegt, daß die abgeleiteten Beziehungen über den Grundcharakter der Entwicklung

Tabelle 11. Die Dauer der einzelnen Stadien im Optimum nach kurzdauernder Einwirkung höherer Temperaturen auf das Ei. $t_0 = 3$.

Stadium	Optimum	33°			35°			36°	37°				40°			
		10 Std.	56 Std.	127 Std.	48 Std.	50¼ Std.	122¼ Std.	50¾ Std.	7¼ Std.	22½ Std.	24 Std.	35¼ Std.	6¼ Std.	7½ Std.	9 Std.	10 Std.
Ei ohne äußere Kennzeichen	25	(14)	—	—	—	—	—	—	(15)	(1)	—	—	(17)	(15)	(17)	(15)
Ei hell mit Mandibeln . . .	10	9	—	—	—	—	—	—	11	11	(8)	—	13	11	9	14
Ei tiefgelb mit dunklen Mandibeln	5	4	—	—	—	—	—	—	6	5	5	(5)	5	6	7	3
Ei schwarz.	5	7	—	—	—	—	—	—	5	6	5	7	4	5	4	5
Raupe I	39	36	(21)	—	(35)	(33)	—	(35)	40	42	43	45	42	44	42	44
Raupe II	23	27	28	—	29	27	—	31	26	30	27	30	28	27	31	31
Raupe III	40	36	37	(15)	39	41	(29)	44	39	44	44	45	41	44	44	44
Raupe IV	33	34	32	35	36	36	38	39	36	34	38	40	39	36	33	40
Raupe V	39	38	39	37	43	42	48	50	40	45	43	49	42	45	43	48
Raupe VI	64	64	65	64	71	71	80	83	68	79	81	89	77	78	89	83
Präpupa	20	17	16	17	19	20	23	22	20	21	20	24	20	22	23	23
Puppe	132	125	126	129	148	150	188	185	142	172	174	221	162	176	185	200
Falter	503	531	530	521	429	425	304	308	457	349	346	229	378	344	310	276

sich den wirklichen Verhältnissen gut genug anpassen. Das wird aber weiter bewiesen, wenn man sich den Entwicklungsverlauf im einzelnen genauer ansieht und mit unseren bisherigen Beobachtungen und den Kenntnissen vergleicht, die wir überhaupt von dem Einfluß äußerer Faktoren auf den Lebensablauf haben. Es würde weit über den Rahmen dieser Arbeit hinausgehen, unser bisheriges Wissen über den Entwicklungsverlauf aus der Literatur zusammenzustellen und mit den aus den Untersuchungen an *Prodenia* abgeleiteten gesetzmäßigen Beziehungen zu vergleichen. Es muß genügen zu zeigen, auf was es dabei ankommt.

Die Aufgabe, welche sich für uns ergibt, besteht darin, mit Hilfe der beschriebenen Rechenmethoden das darzustellen, was wir bis jetzt über den Gang der Entwicklung wissen. Da zeigt sich, daß bei der Dauerwirkung der Temperatur (Tabelle 4) die Zeiten, welche nötig sind, um die gleiche Entwicklungsstufe zu erreichen, immer größer werden, je höher die Temperatur ist. Es ergibt sich das ohne weiteres, wenn die Querstäbe für die gleiche Entwicklungsstufe verglichen werden. Für die Anfangsentwicklung ist diese Verzögerung nur gering, wird aber immer größer, je weiter die Entwicklung vorschreitet. So schlüpft die Raupe in 33° nach 34, in 34° bis 36° nach 36, in 37° nach 38, in 40° nach 48 Stunden. Dagegen tritt die Verpuppung ein in 33° nach 298, in 34° nach 321, in 35° nach 440 Stunden, die Unterschiede sind also wesentlich größer. Beim Vergleich mit den Zeiten des Optimums müssen diese ebenfalls um $t_0 = 10$ Stunden erniedrigt werden. Der Todpunkt liegt ebenso wie in Abb. 6 um so früher in der Entwicklung, je höher die Temperatur ist, und ebenso sinkt die Lebensdauer kontinuierlich ab.

Deutlicher werden diese Verhältnisse durch die Dauer der einzelnen Entwicklungsstadien, wie sie in Tabelle 7 eingetragen sind[1]. Hier zeigt sich die so häufig beobachtete Tatsache, daß die einzelnen Stadien um so länger dauern, je höher die Temperatur ist. Zum Teil macht sich das auch in den Stadien bemerkbar, in denen der Tod erfolgt (Kreuz hinter der Zahl), so z. B. bei der Raupe III und V. Bei der Raupe I und der Puppe dagegen erfährt dieses Stadium durch den in der Entwicklung früh eintretenden Tod eine Verkürzung seiner Lebenszeit. Die Falterzeit, welche im Optimum 503 Stunden dauert, wird in 33° auf 431, in 34° auf 186 Stunden verkürzt. In 35° schlüpft der Falter nicht mehr aus der Puppe. Wichtig ist, daß die schädigende Wirkung der Temperatur immer deutlicher wird, je weiter die Entwicklung verfolgt wird. In 35° z. B. ist die Zeit der Raupe II gegen das Optimum nur um wenige Stunden verlängert, eine Zeitspanne, die meist in die Beobachtungsgrenze fallen, also experimentell kaum in Erscheinung treten wird (vgl. dazu die

[1] Es ist zu erwähnen, daß nur mit dem Rechenstab gearbeitet wurde und außerdem die Zahlen auf volle Stunden abgerundet sind. Genauere Werte enthalten die Tabellen 12—15.

beobachteten Daten in Tabelle 4). Dagegen verlängert sich das Präpupastadium, das im Optimum nur wenig kürzer dauert als Raupe II, um 42 Stunden gegen das Optimum.

Es sind das alles aus Einzelbeobachtungen schon bekannte biologische Erscheinungen. Das Neue, was hier gezeigt wird, ist, daß es durch die an *Prodenia* gewonnenen Erkenntnisse auch rechnerisch gelingt, ein wirkliches Abbild der biologischen Reaktion zu erhalten. Das wird noch deutlicher, wenn wir die kurzdauernde Einwirkung nichtoptimaler Temperaturen betrachten. An den in Tabelle 8, 9 und 10 berechneten Daten ist das nicht ohne weiteres zu erkennen, da die Expositionszeiten unterschiedlich und deshalb auch die in den Tabellen angegebenen Zeiten t im Optimum nicht unmittelbar vergleichbar sind. Dagegen zeigt Tabelle 11 die Wirkung der Temperaturen sofort durch die Dauer der Entwicklungsstadien an. Die Zeiten für die einzelnen Stadien nehmen bei derselben Temperatur um so mehr zu, je länger die Expositionszeit t_1 in T ist. Wenn diese Zeiten nahe beieinander liegen, ist das bei der Art der Darstellung durch abgerundete Zahlen für die Stunden und infolge von Unstimmigkeiten beim Rechnen mit dem Rechenstab zwar nicht immer von Stunde zu Stunde genau kenntlich, jedoch bewirken größere Expositionszeiten deutlich Verlängerungen der Entwicklungsperioden bei dem späteren Aufenthalt im Optimum, besonders bei den älteren Stadien. Hingewiesen sei z. B. auf die Raupe I nach der kurzdauernden Wirkung von 37°, deren Lebenszeit sich von 39 Stunden im Optimum stufenförmig auf 45 Stunden mit wachsenden Expositionszeiten erhöht, dagegen verlängert sich die Puppenzeit von 132 auf 221 Stunden bei derselben Einwirkungszeit in 37°. Je höher die Temperaturen, desto deutlicher wird dieser Einfluß, wie die Angaben der Tabelle 11 nach den Zahlen der Tabelle 8 und 9 im einzelnen belegen. Bei der kurzdauernden Einwirkung von 33° treten zum Teil Verkürzungen auf, deren Erklärung in der später zu besprechenden Abb. 13 zu finden ist. Bei längeren Expositionszeiten steigen die Zeiten für die Entwicklungsstadien dann wieder an. In gleicher Weise tritt bei kurzer Einwirkung eine Verlängerung der Falterzeit gegenüber dem Optimum auf, die dann aber bei verlängerter Einwirkung wieder kleiner wird. Aufmerksam gemacht sei auch z. B. darauf, daß in 35° die Verlängerung der Puppenzeit um etwa 40 Stunden durch eine Verlängerung der Expositionszeit von 48 auf 122 1/4 Stunden, in 40° dagegen schon durch die Verlängerung der Expositionszeit von 6 1/4 auf 10 Stunden bewirkt wird.

So geben die mitgeteilten Experimente die Unterlagen für die Art der Berechnung und vermitteln uns einen Begriff von den Gesetzmäßigkeiten, welche den Entwicklungsgang der Insekten in den verschiedenen Temperaturen bestimmen. Die gute Übereinstimmung der Rechnung mit den bisher bekannten biologischen Tatsachen beweist, daß unsere Formeln

schon nahe daran sind, den wirklichen Verlauf der Entwicklung wiederzugeben. Es ist unzweifelhaft, daß die Kenntnis des gesetzmäßigen Ablaufs der Lebenserscheinungen uns die Möglichkeit in die Hand gibt, den Lebensablauf in seinen durch die Umweltfaktoren so mannigfach abgeänderten Symptomen auch rechnerisch in allen seinen Varianten zu erfassen und so ein Bild von den in der Natur möglichen Erscheinungen zu gewinnen. An einem Beispiel sei das hier durchgeführt.

Wir wissen, daß die einzelnen Entwicklungsstadien eines Insektes verschieden widerstandsfähig gegen extreme Umweltfaktoren sind, daß z. B. das Ei anders gegen eine hohe Temperatur reagiert als eine Raupe oder die Puppe. Was geschieht nun im einzelnen, wenn die Insekten auf verschiedenen Entwicklungsstufen z. B. in 36° gebracht werden? In Tabelle 12 gibt der erste wagerechte Stab die im Optimum erreichte Entwicklungsstufe an, auf welcher der Organismus in die hohe Temperatur gebracht wird. Die Zahlen sind die Zeiten, welche in diesem Falle *Prodenia littoralis* benötigt, um die im ersten Längsstab angegebenen Entwicklungsstufen zu erreichen. Die Zickzacklinie zeigt den Wechsel zwischen den beiden Temperaturen an. Rechts von ihr stehen die Zeiten im Optimum, links die in 36°. Frisch gelegte Eier (1. Längsstab) entwickeln sich also in 36° gemäß der Gleichung

$$s = Pt - \frac{1}{2} g t^2,$$

so daß die Zeit bis zum Erreichen des Stadiums s

$$t = \frac{1}{g}\left(P - \sqrt{P^2 - 2gs}\right)$$

ist. Die s-Werte für die einzelnen Entwicklungsstufen ergeben sich aus Tabelle 3. Die Entwicklung läuft hier bis in das Raupenstadium V. Verbleibt das Insekt eine Zeit t_0 im Optimum, so entwickelt es sich hier bis

$$s_0 = Pt_0 - \frac{1}{2} g_0 t_0^2$$

und erreicht eine Geschwindigkeit von

$$v_0 = P - g_0 t_0,$$

mit der es in die höhere Temperatur von 36° eintritt. Dann ist die Entwicklungserwartung in 36°

$$s - s_0 = v_0 t - \frac{1}{2} g t^2$$

und die Zeit t, welche in 36° bis zur Entwicklungsstufe s gebraucht wird,

$$t = \frac{1}{g}\left(v_0 - \sqrt{v_0^2 - 2g(s - s_0)}\right).$$

Tabelle 12 gibt die Gesamtzeiten $(t_0 + t)$ von der Geburt bis zur Stufe s an, die um so größer sind, je früher der Organismus in 36° gebracht wird. Je weiter das Tier schon in seiner Entwicklung im Optimum vorgeschritten ist, desto weiter kann es sich in 36° entwickeln, und desto später

Tabelle 12. Die Entwicklungs- und Lebensdauer bei Anzucht im Optimum und Überführung in 36° auf verschiedenen Entwicklungsstufen.

Entwicklungsstufen	Geburt	Mandibeln werden sichtbar	Mandibeln dunkelbraun	Ei wird schwarz	Schlüpfen der Raupe	1. Häutung	2. Häutung	3. Häutung	4. Häutung	5. Häutung	Verwandlung in Präpupa	Verpuppung	Schlüpfen des Falters	Tod
	→ im Optimum													
Mandibeln werden sichtbar	25,3	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25
Mandibeln dunkelbraun . .	36,2	35,9	35	35	35	35	35	35	35	35	35	35	35	35
Ei wird schwarz	42,2	40,3	40,2	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40
Schlüpfen der Raupe . . .	47,5	45,5	45,3	45	45	45	45	45	45	45	45	45	45	45
1. Häutung	92,4	88,4	86,4	84,9	84,1	84	84	84	84	84	84	84	84	84
2. Häutung	128	120	118	115	114	111	107	107	107	107	107	107	107	107
3. Häutung	190	174	168	165	163	154	147	147	147	147	147	147	147	147
4. Häutung	286	238	226	220	216	203	185	182	180	180	180	180	180	180
5. Häutung	+	+	+	+	345	261	240	228	221	219	219	219	219	219
Verwandlung in Präpupa . .	+	+	+	+	+	+	+	340	308	297	283	283	283	283
Verpuppung	+	+	+	+	+	+	+	428[1]	340	322	303	303	303	303
Schlüpfen des Falters . . .	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	435	435
Tod	333	349	356	359	362	388	402	428[1]	450	476	516	565	614	938
													in 36° ←	

[1] Tier stirbt bei der Verpuppung.

tritt der Tod ein. Wie die schädigende Wirkung der hohen Temperatur stufenweise vorschreitet, ist deutlicher in Tabelle 13 zu erkennen, welche die Dauer der einzelnen Stadien angibt.

Diese brauchen längere Zeit, wenn die Wirkung der hohen Temperatur sehr früh beginnt, und die Schädigung wirkt sich immer stärker aus, wenn der Organismus sich weiter entwickelt. Das erste Raupenstadium z. B. dauert, wenn die Entwicklung völlig in 36° verläuft, 44,9 Stunden; kommen aber die Eier erst in 36°, wenn die Mandibelspitzen sich zeigen, so dauert dieses Stadium 42,9 Stunden, wenn die Eier schwarz werden, also kurz vor dem Schlüpfen der Räupchen, 39,9 Stunden. Im Vergleich zum Optimum mit 39 Stunden ist also die Verlängerung nur sehr gering und liegt kaum außerhalb der Beobachtungsgrenze. Die Raupe IV aber dauert entsprechend 96, 64, 55 Stunden gegen 33 Stunden im Optimum, zeigt also eine deutlich beobachtbare Verlängerung der Zeit.

Auf eine Erscheinung der Tabelle 13 möchte ich besonders aufmerksam machen, weil sie beweist, wie genau sich unsere Kenntnisse von dem Verhalten der Insekten durch die oben formulierten Gesetzmäßigkeiten beim Entwicklungsverlauf zur Darstellung bringen lassen. Es ist oft, besonders bei Untersuchungen über den Entwicklungsverlauf und die Bekämpfung von Schadinsekten beobachtet worden, daß die Raupen in einem bestimmten Entwicklungsstadium sehr lange verharren, freßunlustig sind und im ganzen ein nicht normales Verhalten zeigen. Sie gehen dann endlich ein, oder sie häuten sich noch gerade eben und sterben dann kurz danach. Dieses Verhalten kommt mit aller Deutlichkeit in Tabelle 13 zum Ausdruck. Bringt man das Ei, wenn es schwarz wird, in 36°, so verlängern sich die Zeiten der Raupenstadien im Vergleich zum Optimum immer mehr, je weiter die Entwicklung vorschreitet. Das IV. Raupenstadium dauert z. B. 55 Stunden gegen 33 Stunden im Optimum, zeigt also eine zwar deutliche, wenn auch nicht sehr übermäßige Verlängerung. Im V. Stadium stirbt dann die Raupe ab, lebt aber als Raupe V unverhältnismäßig lange, nämlich 139 Stunden, ehe der Tod eintritt. Werden die Tiere als gerade geschlüpfte Jungraupen, also nur wenig später als eben, in 36° gebracht, so zeigt sich etwas ganz Ähnliches. Raupe IV braucht 53 Stunden, Raupe V dann 129 Stunden; aber die Häutungshemmung, welche hier in einer starken zeitlichen Verlängerung zum Ausdruck kommt, wird in diesem Falle noch gerade überwunden, die Raupe häutet sich nach VI, stirbt dann aber bald, nach 17 Stunden, ab. Wird der Organismus erst bei der ersten Häutung in 36° gebracht, so hat die Raupe ein im Gegensatz zu vorher nicht mehr so übermäßig verlängertes V. Stadium von 58 Stunden, aber die gleichen Erscheinungen wie oben treten bei der Raupe VI auf. Aus der Tabelle 13 ist Ähnliches auch noch an anderen Stellen zu erkennen und könnte durch größere Ausführlichkeit auch z. B. für die Verpuppung erreicht werden, wenn die Raupen

Tabelle 13. Die Dauer der Entwicklungsstadien bei Anzucht im Optimum und Überführung in 36° auf verschiedenen Entwicklungsstufen.

Entwicklungsstufen → / Entwicklungsstadien ↓	Geburt	Mandibeln werden sichtbar	Mandibeln dunkelbraun	Ei wird schwarz	Schlüpfen der Raupe	1. Häutung	2. Häutung	3. Häutung	4. Häutung	5. Häutung	Verwandlung in Präpupa	Verpuppung	Schlüpfen des Falters	Tod
	→ im Optimum													
Ei ohne äußere Kennzeichen	25,3	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25
Ei hell mit Mandibeln . . .	10,9	10,9	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10
Ei tiefgelb mit dunklen Mandibeln	6	5,4	5,2	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5
Ei schwarz	5,3	5,2	5,1	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5
Raupe I	44,9	42,9	41,1	39,9	39,1	39	39	39	39	39	39	39	39	39
Raupe II	35,6	31,6	31,6	30,1	29,9	27	23	23	23	23	23	23	23	23
Raupe III	62	54	50	50	49	43	40	40	40	40	40	40	40	40
Raupe IV	96	64	58	55	53	49	38	35	33	33	33	33	33	33
Raupe V	47+	111+	130+	139+	129	58	55	46	41	39	39	39	39	39
Raupe VI	+	+	+	+	17+	127+	162+	112	87	78	64	64	64	64
Präpupa	+	+	+	+	+	+	+	88+[1]	32	25	20	20	20	20
Puppe	+	+	+	+	+	+	+	0+[1]	110+	134+	213+	262+	132	132
Falter	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	179+	503
													in 36° ←	

[1] Tier stirbt bei der Verpuppung.

zwischen der dritten und vierten Häutung stufenweise in 36° gebracht würden. Für die Verhältnisse bei der sogenannten Notverpuppung unter ungünstigen Bedingungen, die bisher z. B. bei angewandt-entomologischen Fragen schwer zu verstehen waren, ist das besonders wichtig, da es auf diese Weise gelingt, sie systematisch in die übrigen Erscheinungen einzuordnen.

In der Berechnung für Tabelle 12 und 13 ließen wir die Tiere zunächst im Optimum und brachten sie dann in 36° bis zu ihrem Tode. Man kann nun auch umgekehrt vorgehen und die Tiere sich erst in der nichtoptimalen Temperatur entwickeln lassen und dann in das Optimum überführen, wie das in Tabelle 14 geschehen ist. Hier sind die morphologischen Kennzeichen im ersten Querstab durch die entsprechenden s-Werte (Tabelle 3) angegeben. Den reinen Verlauf im Optimum zeigt der erste, den reinen Verlauf in 36° der letzte Längsstab. Die Zahlen für die Zeit t werden stufenweise größer, je später der Organismus in das Optimum gebracht wird, und der Tod tritt um so früher ein. In diese Tabelle sind auch die zugehörigen Entwicklungsgeschwindigkeiten eingefügt, deren Änderung aber erst später im Zusammenhang besprochen werden soll. Tabelle 15 zeigt dann die Dauer der einzelnen Stadien in 36° und im Optimum. Die Verlängerung der Zeiten erfolgt hier in umgekehrter Richtung wie in Tabelle 13 und zeigt deutlich den Wirkungswert einer nichtoptimalen Temperatur, die als Erlebnis während der Jugendentwicklung eintrat.

Die Schlüsse, welche aus diesen Tabellen für die Untersuchungsmethoden der physiologisch-ökologischen Forschung abgeleitet werden können, haben allgemeine Bedeutung. Bei der Feststellung der Dauer der einzelnen Entwicklungsstadien in verschiedenen Temperaturen konnte man zwei Methoden einschlagen. Einmal beobachtete man die Entwicklung des Insektes, wenn es vom Ei ab in der betreffenden Temperatur aufgezogen wurde, andermal aber hatte man eine Hauptzucht in irgendeiner Temperatur (Zimmer oder Gewächshaus), aus der die entsprechenden Stadien herausgeholt und in die zu untersuchende Temperatur gebracht wurden. Oder man suchte die Stadien direkt in der freien Natur. Aus Tabelle 15 folgt ohne weiteres, daß je nach der Vorgeschichte des Ausgangsmaterials ganz verschiedene Ergebnisse erscheinen und daß Unstimmigkeiten in den Beobachtungen der einzelnen Autoren auftreten mußten. So dauert z. B. die Raupe IV bei ständiger Aufzucht in 29° nur 33 Stunden, bringt man aber erst die Raupe IV bei der Häutung in 29°, nachdem sie vorher in einer anderen Temperatur aufgewachsen war, so benötigt sie nach Tabelle 15 72 Stunden, also mehr als das Doppelte. Da in den Arbeiten der Autoren vielfach nicht angegeben ist, wie im einzelnen gearbeitet wurde, da ferner die sogenannten Zimmertemperaturen meist unkontrolliert sind, so müssen wir sagen, daß leider

Tabelle 14. Die Entwicklungs- und Lebensdauer (t) bei verschieden langer Einwirkung von 36° und Überführung der Tiere ins Optimum nach Erreichung der verschiedenen Entwicklungsstufen. v = die zugehörigen Entwicklungsgeschwindigkeiten, die mit ihrem Unterschied gegen v im Optimum einen Maßstab für den veränderten physiologischen Zustand des Insekts abgehen. + bedeutet: tot, d. h. $v = 0$ und die betreffende Entwicklungsstufe wird nicht mehr erreicht.

→ in 36°

Entwicklungsstufen	0		5,26		7,32		8,35		9,36		16,92		21,96		28,91		34,76		total in 36°	
	t	v	t	v	t	v	t	v	t	v	t	v	t	v	t	v	t	v	t	v
Mandibeln werden sichtbar	25	0,2075	25,3	0,197	25,3	0,197	25,3	0,197	25,3	0,197	25,3	0,197	25,3	0,197	25,3	0,197	25,3	0,197	25,3	0,197
Mandibeln dunkelbraun	35	0,2053	35,4	0,1947	36,2	0,19	36,2	0,19	36,2	0,19	36,2	0,19	36,2	0,19	36,2	0,19	36,2	0,19	36,2	0,19
Ei wird schwarz	40	0,2041	40,7	0,1935	41,8	0,1888	42,2	0,1862	42,2	0,1862	42,2	0,1862	42,2	0,1862	42,2	0,1862	42,2	0,1862	42,2	0,1862
Schlüpfen der Raupe	45	0,203	46	0,1923	47	0,1875	47,4	0,184	47,5	0,1828	47,5	0,1828	47,5	0,1828	47,5	0,1828	47,5	0,1828	47,5	0,1828
1. Häutung	84	0,1941	86,7	0,1831	89,2	0,1777	89,8	0,1754	90,6	0,173	92,4	0,1541	92,4	0,1541	92,4	0,1541	92,4	0,1541	92,4	0,1541
2. Häutung	107	0,1889	114	0,177	117	0,1716	118	0,1691	120	0,1663	124	0,147	128	0,1316	128	0,1316	128	0,1316	128	0,1316
3. Häutung	147	0,1798	154	0,1678	159	0,162	162	0,159	164	0,1563	173	0,1358	184	0,1189	190	0,0917	190	0,0917	190	0,0917
4. Häutung	180	0,1724	190	0,1595	196	0,1538	199	0,1505	202	0,1478	219	0,1253	236	0,107	262	0,0754	286	0,0302	286	0,0302
5. Häutung	219	0,1635	232	0,1499	239	0,1439	243	0,1405	248	0,1373	273	0,113	296	0,0933	363	0,0523	+	0	+	0
Verwandlung in Präpupa	283	0,1489	305	0,1334	316	0,1265	321	0,1229	329	0,1189	375	0,0897	433	0,0622	+	0	+	0	+	0
Verpuppung	303	0,1444	325	0,129	336	0,1218	342	0,118	350	0,1141	404	0,0831	481	0,0514	+	0	+	0	+	0
Schlüpfen des Falters	435	0,1145	476	0,0946	502	0,0865	516	0,0786	533	0,0718	+	0	+	0	+	0	+	0	+	0
Tod	938	0	894	0	873	0	864	0	853	0	772	0	708	0	594	0	419	0	333	0

im Optimum ←

Tabelle 15. Die Dauer der einzelnen Stadien bei verschieden langer Einwirkung von 36° und Überführung der Tiere ins Optimum nach Erreichung der verschiedenen Entwicklungsstufen.

Stadium	Geburt	Mandibeln werden sichtbar	Mandibeln dunkelbraun	Ei wird schwarz	Schlüpfen der Raupe	1. Häutung	2. Häutung	3. Häutung	4. Häutung	Tod
	→ in 36°									
Ei ohne äußere Kennzeichen	25	25,3	25,3	25,3	25,3	25,3	25,3	25,3	25,3	25,3
Ei hell mit Mandibeln	10	10,1	10,9	10,9	10,9	10,9	10,9	10,9	10,9	10,9
Ei tiefgelb mit dunklen Mandibeln	5	5,3	5,6	6	6	6	6	6	6	6
Ei schwarz	5	5,1	5,2	5,2	5,3	5,3	5,3	5,3	5,3	5,3
Raupe I	39	40,7	42,2	42,6	43,1	44,9	44,9	44,9	44,9	44,9
Raupe II	23	27,3	27,8	28,2	29,4	31,6	35,6	35,6	35,6	35,6
Raupe III	40	40	42	44	44	49	56	62	62	62
Raupe IV	33	36	37	37	38	46	52	72	96	96
Raupe V	39	42	43	44	46	54	60	101	133+	47+
Raupe VI	64	73	77	78	81	102	137	231+	+	+
Präpupa	20	20	20	21	21	29	48	+	+	+
Puppe	132	152	166	174	183	368+	227+	+	+	+
Falter	503	418	371	348	320	+	+	+	+	+
									← im Optimum	

die meisten Angaben in der Literatur nicht vergleichbar sind, und daß es ein vergebliches Bemühen ist, für irgendein Insekt auf Grund der vorhandenen Angaben eine endgültige Entscheidung zu treffen. Noch mehr gilt das für die Insekten in der freien Natur unserer Breiten mit ihren ständig wechselnden Witterungsverhältnissen. Diese Dinge sind besonders dann wichtig, wenn viele Forscher mit den gleichen Objekten arbeiten, wie es z. B. in der angewandten Entomologie für die Großschädlinge der Fall ist. Es geht klar aus den hier mitgeteilten Untersuchungen

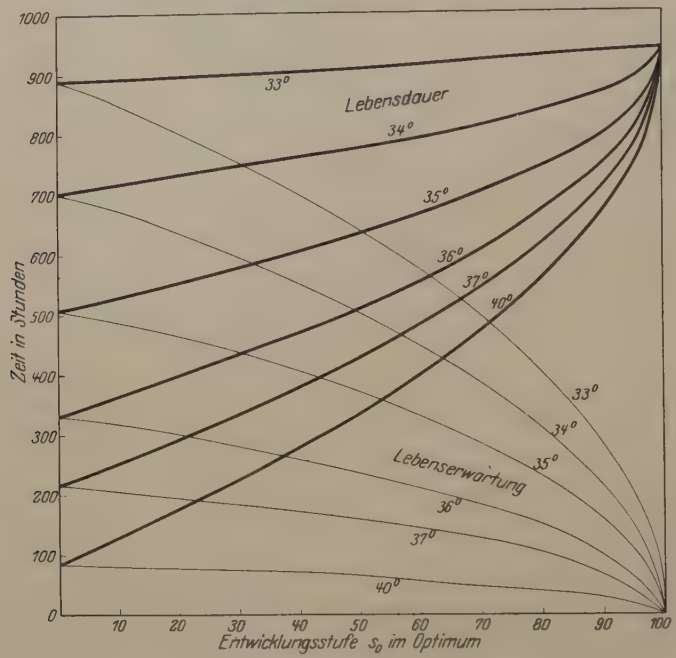


Abb. 11. Lebensdauer und Lebenserwartung, wenn die Tiere auf verschiedenen Entwicklungsstufen in die Temperatur gebracht werden.

hervor, daß der Streit um die Richtigkeit dieser oder jener Beobachtung müßig ist, und daß die Unterschiede in ganz natürlichen Verhältnissen begründet sind.

Im einzelnen muß das Studium der Tabellen dem Leser überlassen werden. Die zuletzt angeführten Tabellen 12—15 sind nur Beispiele. Sie könnten beliebig vermehrt werden, indem auch andere Temperaturen herangezogen würden, z. B. auch Temperaturen der vitalen Zone (33°), oder wenn man die Temperaturen mehrfach wechselt. Da jedoch genauere Untersuchungen über *Prodenia* in Temperaturen kleiner als 29° in der nötigen Breite nicht vorliegen, könnte die Darstellung der Verhältnisse doch nicht ein vollständiges Bild aller Temperaturen geben. So soll

es zunächst genügen, zu zeigen, auf was es hier grundsätzlich ankommt. Nur kurvenmäßig sei noch in Abb. 11 dargestellt, wie sich die Gesamtlebensdauer in den verschiedenen Temperaturen ändert, wenn so verfahren wird wie in Tabelle 12 (also bei Anzucht im Optimum). Die dicken Linien geben die Gesamtlebensdauer ($L = t_0 + t$), die dünnen die Lebenserwartung ($t = L - t_0$) wieder, wenn als Ordinate die Zeit in Stunden, als Abszisse die Werte für die Entwicklungsstufe s_0, welche im Opti-

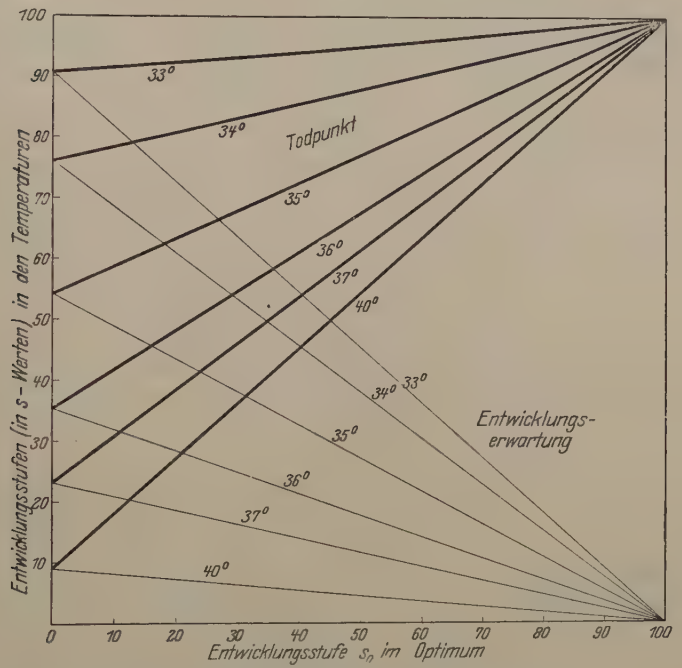


Abb. 12. Todpunkt und Entwicklungserwartung, wenn die Tiere auf verschiedenen Entwicklungsstufen in die Temperatur gebracht werden.

mum erreicht wird, eingetragen sind. Abb. 12 zeigt als dicke Linien den Todpunkt, welchen die Tiere in höheren Temperaturen erreichen, wenn sie bis zu den verschiedenen Entwicklungsstufen s_0 im Optimum verbleiben. Der Todpunkt ist

$$S = s_0 + \frac{v_0^2}{2g}.$$

Die dünnen Linien zeigen die Entwicklungserwartung in s-Werten, welche die Tiere noch nach der Überführung vor sich haben; sie ist

$$S - s_0 = \frac{v_0^2}{2g}.$$

5. Die Bestimmung der Konstanten.

Aus dem Gang der Entwicklung folgt die Bestimmung der Konstanten an sich ohne weiteres durch Rechnung. Es seien hier die entsprechenden Formeln zusammengestellt. Aus der allgemeinen Entwicklungsgleichung

$$s = (P + h)t - \frac{1}{2} g t^2 - K$$

ergibt sich

$$v = P + h - gt.$$

Dann ist die Lebensdauer L_T, wenn $v = 0$ und $K = K_T$ wird,

$$L_T = \frac{P + h}{g} = \frac{2(S_T + K_T)}{P + h} = \sqrt{\frac{2(S_T + K_T)}{g}}$$

und der Todpunkt

$$S_T = \frac{(P + h)^2}{2g} - K_T = L_T \frac{P + h}{2} - K_T = \frac{1}{2} g L_T^2 - K_T.$$

Daraus folgt

$$g = \frac{P + h}{L_T} - \frac{2(S_T + K_T)}{L_T^2} = \frac{(P + h)^2}{2(S_T + K_T)}$$

$$h = g L_T - P = \frac{2(S_T + K_T)}{L_T} - P = \sqrt{2g(S_T + K_T)} - P.$$

Ferner bestehen folgende Proportionen

$$\frac{S_T}{L_T} = \frac{P + h}{2}$$

$$\frac{S_T}{L_T^2} = \frac{g}{2}.$$

Über die Bestimmung von P, K und K_T haben wir bereits gesprochen. Die Verzögerungskonstanten g und h ergeben sich also leicht, wenn die Lebensdauer L_T und der Todpunkt S_T in den betreffenden Temperaturen bekannt sind. Es muß darum das Streben der entomologischen Untersuchungen sein, diese beiden Kurven (Abb. 5 und 6) in ihrer Abhängigkeit von der Temperatur und zwar über die ganze Skala hinweg zu ermitteln, da sich alle weiteren Berechnungen über die kurzdauernde Wirkung und bei Temperaturwechsel daraus ergeben. Biologisch ist das jedoch nicht immer so einfach, wie es zunächst den Anschein haben mag. Die Feststellung der Lebensdauer z. B. ist, wenn der Tod als Ei oder als Puppe erfolgt, außerordentlich schwierig, da Bewegungen als Symptom meist wegfallen. Hinzu kommt, daß die Tiere oft auch als Raupen z. B. sicher noch nicht tot im eigentlichen Sinne sind, wenn sie keine Bewegungserscheinungen mehr zeigen. Aus ähnlichen Gründen ist es schwer, den Todpunkt in s-Werten genau z. B. bei Tieren anzugeben, die mitten in einem Entwicklungsstadium sterben. Zu fordern sind Sonderuntersuchungen über die zeitliche Entwicklung der Organe, z. B. der Geschlechtsanlagen

in Abhängigkeit von den äußeren Faktoren, die ein genaueres Bild über den Entwicklungszustand im Tode und den Zeitpunkt seines Eintritts zu geben vermögen[1].

Um die Konstanten in unseren Versuchen zu bestimmen, konnte nur die gröbere Methode des Augenscheines herangezogen werden, um zunächst den ungefähren Verlauf der Lebensdauer- und Todpunktkurve zu ermitteln. Aus ihnen ergaben sich dann Näherungswerte für die Verzögerungskonstanten, insbesondere von g in höheren Temperaturen. Weitere Werte lassen sich durch die beobachteten Zeiten für die Entwicklung von Stufe zu Stufe in *einer* Temperatur ermitteln. Es sei z. B.

$$s_1 - s_0 = v_0 t_1 - \frac{1}{2} g t_1^2 + h t_1$$

$$s_2 - s_0 = v_0 t_2 - \frac{1}{2} g t_2^2 + h t_2 .$$

In diesen beiden Gleichungen ist nur g und h unbekannt, und es ergibt sich durch Rechnung

$$g = \frac{2}{t_2 - t_1}\left(\frac{s_2 - s_0}{t_2} - \frac{s_1 - s_0}{t_1}\right)$$

$$h = \frac{1}{t_2 - t_1}\left[\frac{t_2}{t_1}(s_1 - s_0) - \frac{t_1}{t_2}(s_2 - s_0)\right] - v_0 .$$

Zieht man dagegen die Tiere in der Zeit t_1 zunächst in einer Temperatur, für die z. B. die Entwicklungsgeschwindigkeit

$$v_1 = v_0 - g t_1$$

wird, so entwickeln sie sich nach der Überführung ins Optimum in der Zeit t bis zur Entwicklungsstufe s, die nacheinander verschieden gewählt werden kann. Dann ist

$$s - s_1 = v_1 t - \frac{1}{2} g_0 t^2 .$$

Also

$$v_1 = \frac{s - s_1}{t} + \frac{1}{2} g_0 t .$$

Aus den beiden Gleichungen für v_1 folgt

$$g = \frac{1}{t_1}\left(v_0 - \frac{s - s_1}{t} - \frac{1}{2} g_0 t\right).$$

In ähnlicher Weise lassen sich die Berechnungen mannigfach variieren, je nachdem wie das experimentell gefundene Beobachtungsmaterial beschaffen ist. In vielen Fällen wird sich beim Daueraufenthalt in der Temperatur T eines von beiden, Lebensdauer oder Todpunkt einigermaßen sicher festlegen lassen, so daß entsprechend weniger Entwicklungsgleichungen heranzuziehen sind.

[1] Anfänge zu derartigen Untersuchungen sind Schneider, Eidmann, Weidling (siehe auch die dort angeführte Literatur).

Es ist selbstverständlich, daß die vielfachen Modifikationen der Experimente mit denselben Konstanten erfaßt werden müssen. Andererseits kann nach allem, was wir über den gesetzmäßigen Verlauf der Lebenserscheinungen wissen, als sicher gelten, daß der Verlauf der Kurven eine ganz bestimmte Form hat, also ein weites Herausspringen einzelner Punkte nicht den wirklichen Verhältnissen entsprechen wird. So ergeben sich vielerlei Anhaltspunkte für den Gang der Entwicklung, die Lebensdauer, den Todpunkt und die Größe der Konstanten in den verschiedenen Temperaturen. Gelingt es, die einzelnen Beziehungen so zu gestalten, daß die Gesamtheit der Beobachtungen unter einem einheitlichen Bilde mit den gleichen Temperaturkonstanten zu begreifen ist, so liegt darin ein starker Beweis für ihre Richtigkeit. Dabei war allerdings zunächst vielfaches Hin- und Zurückrechnen erforderlich, ehe sich der Verlauf der Lebensdauer- und Todpunktkurve mit dem Gesamtverlauf der Entwicklung in den einzelnen Temperaturen und nach ihrer kurzdauernden Einwirkung in völlige Übereinstimmung bringen ließ, da die Beobachtungsgrenzen (halbe Tage) eine unmittelbare genaue Berechnung der Konstanten nicht zuließen. Die vorgelegten Kurven und Berechnungen zeigen aber, daß es möglich ist, die Konstanten soweit auf einheitliche Werte einzugrenzen, daß ein brauchbares Gesamtbild aus Rechnung und Beobachtung entsteht. Bei der praktischen Durchführung der Berechnung ergab sich dann auch, daß die in Tabelle 2 niedergelegten, direkt beobachteten Zeiten für die Entwicklung im Optimum zu hoch sind. Die durch kurzdauernde Einwirkung höherer Temperaturen bewirkte Verzögerung der Entwicklung im Optimum zwingt dann dazu, die normalen Zeiten kürzer anzusetzen als es in Tabelle 2 durch direkte Beobachtung möglich war. Zum großen Teil liegen sie in oder doch nahe bei den Beobachtungsgrenzen. Für die übrigen auch in 29° auftretenden Verzögerungen, besonders bei höheren Entwicklungsstufen, sind dann andere Faktoren außer der Temperatur verantwortlich zu machen, auf die später noch eingegangen werden soll.

6. Die Entwicklungsgeschwindigkeit als Maßstab für den physiologischen Zustand.

In den vorhergehenden Abschnitten ist mit dem Begriff der Entwicklungsgeschwindigkeit gearbeitet worden, wie er sich ergibt, wenn wir die Entwicklung nicht mehr, wie das in der Biologie bisher üblich war, unter dem Bilde einer gleichförmigen Bewegung gemäß $v = s/t$ betrachten, sondern wenn wir sie als eine verzögerte Bewegung ansehen. Aus den Versuchen mit wechselnden Temperaturen ergibt sich, daß eine Entwicklungsgeschwindigkeit, die als Zeitfunktion $v = f(t)$ definiert wird, mit großem Nutzen für die Berechnung der Zeiten von einer Entwicklungsstufe zur anderen verwendet werden kann.

Unter Entwicklung werden in der Literatur verschiedene Dinge verstanden. Man sagt einerseits, daß die Entwicklung lediglich den Lebensabschnitt von der Geburt bis zum Schlüpfen des Vollinsektes bedeute. Man spricht aber auch von der Entwicklungsgeschwindigkeit *eines* Entwicklungsstadiums z. B. des Eies, einer Raupe, der Puppe. Andererseits setzt man die Entwicklung mit der Alterung schlechthin identisch, d. h. auch das Vollinsekt „entwickelt" sich noch z. B. zum geschlechtsreifen Tier, zum Greis. Die erste Ausdrucksweise ist ursprünglich morphologisch verwendet worden, während die letzte hauptsächlich physiologisch gebraucht wurde. Ich benutze den Ausdruck Entwicklung, wie bereits oben gesagt wurde, für den gesamten Lebensablauf von der Geburt bis zum Tode, weil er dann sowohl die morphologische Entwicklung wie auch die Alterung umfaßt und dann also allgemein für morphologische und physiologische Kennzeichen gilt. Entwicklungsgeschwindigkeit und Alterungsgeschwindigkeit sind dann ein und dasselbe.

Der gesunde Organismus kommt also mit einer Entwicklungspotenz zur Welt, die eine Anfangsgeschwindigkeit (P) ist und ihm Unsterblichkeit verleihen würde (= gleichförmige Bewegung), wenn nicht die Prozesse des Alterns eine Verzögerung der potentiellen Entwicklung bewirken würden. Dadurch kommt die Entwicklung zum Stillstand im Tode, und die Entwicklungsgeschwindigkeit wird gleich Null. Gegen Ende des Lebens wird die Geschwindigkeit der Entwicklung sehr klein, denn der Organismus bleibt oft lange Zeit in dem Stadium, in dem er abstirbt. Darin liegt ebenfalls ein Beweis für das Vorhandensein einer verzögerten Bewegung. Der allmähliche Abfall der Entwicklungsgeschwindigkeit im Optimum ist unter v der Tabelle 3 mitgeteilt und ergibt sich aus der Gleichung

$$v = P - g_0 t.$$

Wir gewinnen damit eine zahlenmäßige Kennzeichnung des Entwicklungszustandes durch zwei Skalen. In der Hauptsache[1] morphologisch charakterisiert ist die „Weglänge der Entwicklung"; sie wird in s-Werten gemessen. Ebenso aber gehört zu jeder Entwicklungsstufe eine Geschwindigkeit v, welche im Optimum die Entwicklung, d. h. also auch die normale Alterung gleichwertig dem s-Wert kennzeichnet. Auf Grund eines früheren Erlebnisses (kurzdauernde Einwirkung höherer Temperatur) oder in nichtoptimalen Temperaturen (oder auch unter anderen nichtoptimalen Bedingungen) bleibt die Tatsache z. B. der Häutungen als morphologisches Ereignis bestehen, aber die Entwicklungsgeschwindigkeit erhält einen anderen Wert. In Tabelle 14 ist eine solche Rechnung durchgeführt, die zeigt, daß v schneller absinkt als im Optimum, da ja der

[1] Auf die Reife und das kritische Alter des Vollinsektes werden wir noch zu sprechen kommen.

Tod ($v = 0$) auf einer früheren Entwicklungsstufe eintritt. So ist z. B. bei der ersten Häutung ($s = 16{,}92$) im Optimum ($s_0 = 0$) $v = 0{,}1941$, für $s_0 = 5{,}26$ ist $v = 0{,}1831$, für $s_0 = 9{,}36$ ist $v = 0{,}173$ und bei dauerndem Aufenthalt in 36° ist bei der ersten Häutung $v = 0{,}1541$. Die Entwicklung geht also langsamer vor sich, d. h. die Zeit für die Entwicklung von einer Stufe zur anderen wird größer, wie wir oben gesehen haben. Damit wird aber die Größe v zum Kennzeichen für den inneren physiologischen (Alters-) Zustand, der als zahlenmäßiger Wert rechnerisch Verwendung finden kann[1]. In dieser Form haben wir sie ja auch bei der Berechnung der Entwicklung nach kurzdauernder Einwirkung anderer Temperaturen beim Eintritt in eine gegebene Temperatur verwertet und damit ihre praktische Brauchbarkeit beweisen können z. B. bei der Erfassung der verschiedenen Widerstandsfähigkeit der Entwicklungsstadien gegen höhere Temperaturen.

Die Zahlen für die Zeit t und die Geschwindigkeit v in Tabelle 14 zeigen, daß eine Disharmonie zwischen der äußeren morphologischen Entwicklung und der Änderung des inneren physiologischen Zustandes besteht, die um so größer ist, je länger die Tiere vor der Überführung ins Optimum in 36° zugebracht hatten. Daß eine solche Disharmonie tatsächlich besteht, dafür sprechen zum zweiten folgende Beobachtungen. Im Optimum sind die einzelnen Raupenstadien mit Ausnahme von Raupe V und VI durch die Art ihrer Zeichnung morphologisch scharf getrennt. In folgender Beschreibung hebe ich nur die wichtigsten Merkmale hervor:

Raupe I: Kopf schwarz, Körper grün ohne Flecke und Streifen. Zahlreiche lange, schwarze Borsten.

Raupe II: Kopf hellbraun. Zwei kleine, dunkelrotbraune Flecke am 2., zwei größere ebensolche am 4. Segment. Körper grün, ohne Streifen.

Raupe III: Kopf braun. Körper grün mit dunkelgrüner Seitenbinde und gelblichen Längsstreifen. Die Flecke größer und sammetschwarz. Am 2. Segment zwei kleine seitliche Flecke dazu. Die Flecke am 4. Segment zeigen dorsad eine hofartige graue Ausbreitung, von der aber die Flecke scharf abgesetzt sind. Am 11. Segment zwei kommaartige, schwach rötlichgrau gefärbte Flecke.

Raupe IV: Kopf dunkelbraun mit deutlichem weißlichen V, das bei III nur sehr undeutlich als Chitingrenze zu sehen war. Körper meist mit leuchtend bunten Farben. Kleine schwarze Flecke am 2. und 3. Segment. Der graue Hof der Flecke am 4. Segment hat sich fast zu einer dunkel-

[1] In ähnlicher Richtung scheinen sich die Gedankengänge von MacArthur und Baillie zu bewegen, welche ableiten, daß der Organismus nicht eine bestimmte Zeit zu leben, sondern eine bestimmte „Vitalität" zu erreichen sucht. "It is not time as such, but the tempo of its life that best measures the rate of aging of an organism."

grauen Querbinde ausgebreitet mit einer deutlichen Verdunkelung an den Polen. Kommaflecke am vorletzten Segment größer und sammetschwarz.

Raupe V: Kopf fast schwarz. Körper dunkler als IV, oft schwärzlich. Die Querbinde am 4. Segment geht fast in der Grundfarbe des Körpers auf. Die Polflecke haben sich vergrößert und sind sammetschwarz. Die ursprünglichen Flecke der Raupe II sind in den dunklen Seitenstreifen kaum noch sichtbar. Dicke tropfenartige schwarze Flecke am 11. Segment. Die Zeichnung des Halsschildes unterscheidet sich deutlich von dem der Raupe IV.

Raupe VI: Sehr ähnlich Raupe V; auf dem schwarz-weiß-gelb gezeichneten Halsschild findet sich eine feine weiße Längslinie als einziger, aber nicht immer deutlicher Unterschied.

In den Experimenten bei Dauerwirkung und kurzdauernder Einwirkung höherer Temperaturen zeigte sich[1] nun häufig, daß diese im Optimum deutlichen Kennzeichen der Raupenstadien unklar werden. Die Stadien waren nach ihrem Habitus nicht mehr mit Sicherheit als solche kenntlich. Am häufigsten war es, daß Tiere, die nach der Zahl der Häutungen unbedingt Raupe III sein mußten, schon leuchtende Farben und die Fleckung der Raupe IV zeigten und ebenso Raupe IV das Aussehen von Raupe V hatte.

In vielen Fällen war nach der Häutung überhaupt kein Unterschied von dem nächstfolgenden Stadium zu erkennen, in anderen waren Kennzeichen beider Stadien gemischt, z. B. grüne Raupen des Stadiums III mit den Flecken der Raupe IV oder Raupe IV mit ihrer Farbe und Zeichnung, aber mit einem Halsschild der Raupe V. Ferner gab es sehr dunkle, fast schwärzliche Raupen IV, die auf den ersten Blick wie Raupen V aussahen, aber noch die Fleckung von IV hatten. In einem Falle (nach 57 Stunden Einwirkung von 35° auf etwa 10 Stunden alte Eier) ergaben sich bei Aufzucht im Optimum Raupen II, deren Seitenflecke sammetschwarz waren statt rotbraun. Zunächst wurde daran gedacht, daß ein Stadium übersprungen worden sei, jedoch zeigte die Zahl der Häutungen, daß das nicht der Fall war. Solche Übergänge zwischen den einzelnen Raupenstadien konnten experimentell immer wieder erzeugt werden, z. B. waren sie besonders deutlich von Raupe III nach IV nach der Einwirkung von 35° bei mehr als 50 Stunden Einwirkung auf junge Eier, von 37° bei mehr als 35 Stunden, von Raupe IV nach V von 35° bei mehr als 50 Stunden, von 37° bei mehr als 23 Stunden, bei Einwirkung von 40° bei mehr als 5 Stunden, so daß auch hier eine stufenförmige Beeinflussung vorzuliegen scheint. Physiologisch bedeutet diese Änderung der morphologischen Merkmale, daß das Protoplasma in der Art der Zusammensetzung z. B.

[1] Erstmalig durch meine Mitarbeiterin Frl. E. Wilke im Stufenversuch beobachtet.

durch den Gehalt an Fermenten und in seiner physikochemischen Struktur, z. B. durch seine Viskosität, Fällbarkeit[1] und Diffusionsfähigkeit[2] schon einen Zustand hat, der einer älteren Entwicklungsstufe entspricht, d. h., daß der Organismus durch schädliche äußere Einflüsse frühzeitig gealtert ist. Trotz unserer geringen Kenntnis von den biochemischen Vorgängen kann erwartet werden, daß sich der Einfluß solcher Änderung am leichtesten bei den Umsetzungen vollziehen kann, welche die Färbung hervorrufen.

Daß hier tatsächlich eine Änderung der physikochemischen und chemischen Struktur des Protoplasten im Sinne einer schnelleren Alterung vorliegt, wird zum dritten durch Beobachtungen über die Anfälligkeit der *Prodenia*-Raupen gegen eine Krankheit bewiesen, die der Polyederkrankheit unserer Nonne verwandt ist und im Laufe des Sommers öfter in den Zuchten des entomologischen Instituts (im Freien bisher nicht beobachtet!) auftrat. So unangenehm und störend diese Krankheit oft bei den Versuchen war, so konnte doch an der Anfälligkeit der Raupen eine Beobachtung gemacht werden, die als sehr wesentlich für die Art der physiologischen Zustandsänderung durch kurzdauernde höhere Temperaturen angesehen werden muß. In den Zuchten des Optimums trat die Krankheit oft bei der Raupe V, meist aber erst bei den Raupen VI auf. Es zeigte sich bei ihnen eine Verfärbung zum gelb hin (Gelbsucht!), häufig eine Verzögerung der Entwicklung und hypertrophisches Wachstum, so daß oft Raupen V viel größer waren als Raupen VI. Dann verflüssigte sich der Körperinhalt, und die Tiere starben.

Diejenigen Raupen jedoch, die aus Eiern hervorgingen, welche höheren und auch tiefen Temperaturen (0^0, -18^0) ausgesetzt gewesen waren, zeigten die Krankheitserscheinungen häufig schon als Raupe I und II, vielfach dann auch als Raupe III und IV, je nach der Dauer und Höhe der Temperatur. Leider konnte bei der notwendigen Beschränkung, welche ich mir auflegen mußte, den Erscheinungen dieser Krankheit (Anfälligkeit, Übertragbarkeit, hypertrophisches und verlangsamtes Wachstum der befallenen Raupen) nicht näher nachgegangen werden, trotzdem sie für uns in Deutschland — Nonnenpolyeder! — ebenfalls wichtig ist. Die Beobachtungen, welche nebenher gemacht werden konnten, zeigten aber deutlich, daß die Anfälligkeit und der Zeitpunkt des Ausbruchs der Krankheit durch äußere Faktoren, hier kurzdauernde schädliche Temperaturen, stark beeinflußt werden kann. Es ist diese Tatsache um so beachtenswerter, weil hier vielleicht ein einfaches Beispiel für die Veränderung einer Krankheitsdisposition durch äußere Faktoren vorliegt, das allgemeines Interesse beansprucht. Für die hier zur Rede stehenden Fragen besagen diese Erscheinungen wiederum, daß der

[1] Vgl. dazu Janisch (1924), (1927).
[2] Vgl. dazu Belehradek.

innere physiologische Zustand der Tiere durch den schädigenden Eingriff in den Lebensablauf im Sinne einer Alterung geändert worden ist.

Diese Beobachtungen stimmen alle sehr gut damit überein, daß die Entwicklungsgeschwindigkeit sich rascher ändert als die Entwicklung von Stufe zu Stufe, bei der aber — wie bei der Änderung der Raupenzeichnung — Merkzeichen einer späteren Entwicklungsstufe schon soweit hervortreten können, wie das morphologisch möglich ist.

Damit ist gezeigt, daß die Entwicklungsgeschwindigkeit als Zeitfunktion bei einer verzögerten Bewegung nicht nur in der Lage ist, die verschiedene Widerstandsfähigkeit der Entwicklungsstadien und den Verlauf der biologischen Reaktion unter mannigfach veränderten äußeren Bedingungen rechnerisch zu erfassen, sondern daß sie auch in dieser Form der Definition mancherlei morphologische und pathologische Erscheinungen zu erklären imstande ist. Die Entwicklungspotenz P als Anfangsgeschwindigkeit der Entwicklung ist eine Artkonstante. Die Entwicklungsgeschwindigkeit, welche dann von P je nach Art der Umweltfaktoren schneller oder langsamer[1] bis auf Null sinkt, charakterisiert dann als Zahlenmaßstab den inneren physiologischen (Alters-) Zustand eines Organismus. Ein Beispiel dazu wird in folgendem Abschnitt gegeben.

7. Die Geschlechtsverhältnisse des Falters.

Wir sind gewohnt, das imaginale Leben in drei Perioden einzuteilen: Reifung, Kopulations- und Eilegeperiode, Greisenalter. Die Grenze zwischen der ersten und zweiten Periode ist durch den Eintritt der Geschlechtsreife gegeben, die zwischen der zweiten und dritten durch das kritische Alter, das ich früher (1923, 1924) als das Ende der Begattungsfähigkeit und der Ablage befruchteter Eier kennzeichnen konnte. Voelkel hat dann noch zwischen Begattungs- und Befruchtungsfähigkeit unterschieden. Es muß gleich vorweg bemerkt werden, daß auf Grund der Befunde an *Prodenia* weitere genauere Untersuchungen besonders über das Ende der Kopulations- und der Eilegeperiode und den Beginn des Greisenalters insbesondere unter dem Einfluß der verschiedenen Umweltfaktoren gefordert werden müssen, die vor allem zwischen der Begattungsfähigkeit des noch jungfräulichen Weibchens und dem Zeitpunkt unterscheiden müssen, an dem die letzten befruchteten Eier abgelegt werden. Auch der Zeitpunkt der Begattung würde dabei zu berücksichtigen sein.

Bei meinen Arbeiten in Ägypten konnten diese Dinge nur soweit untersucht werden, als es zur Festlegung des Lebensablaufes im ganzen notwendig war, da der Schwerpunkt der Untersuchungen auf die vorimagi-

[1] Nach Gleichung (11) in Form einer geraden Linie. Wahrscheinlicher ist, daß das Absinken der Entwicklungsgeschwindigkeit exponential etwa nach Art der Gleichung (16) erfolgt, wie es die Beifigur in Abb. 7 zeigt.

nale Entwicklung gelegt werden mußte. Die Feststellungen beschränkten sich darum in der Hauptsache auf die Einteilung des Falterlebens unbegatteter Weibchen, insbesondere auf die Begattungsfähigkeit der im Optimum gezogenen und der aus den Temperaturversuchen gewonnenen weiblichen Falter. Die Untersuchung der Geschlechtsverhältnisse im einzelnen ist eine zeitraubende Sonderaufgabe, die eine sehr große Anzahl individuell zu behandelnder Falter erfordert haben würde.

Der Nachweis der Begattungsfähigkeit kann bis jetzt nur physiologisch durch den Begattungsversuch geführt werden, da ausreichende, den Einfluß der Umweltfaktoren genau berücksichtende Untersuchungen z. B. über die Bildung von Duftorganen und Beginn und Ende ihrer Sekretionstätigkeit, über die Eibildung und die Eigenschaften der Eier im Ovarium in verschiedenen Altersperioden, über die Funktionsschwächung der Nebenorgane (Bursa, Receptaculum, Oviduct, Kittdrüsen) meines Wissens bis jetzt noch nicht vorliegen.

Die Reife und das kritische Alter von im Optimum aufgezogenen Weibchen ist nach ihrem zeitlichen Eintritt in Tabelle 3 angegeben. Bei den Faltern, welche aus Eiern stammten, die einer kurzdauernden Einwirkung nichtoptimaler Temperaturen ausgesetzt waren, wurde oft beobachtet, daß die Begattung nicht mehr vollzogen wurde. Vielfach fanden sich zwar Spermatophoren in der Bursa, aber es wurden nur wenige oder oft auch gar keine befruchteten Eier mehr abgelegt. Über die Eiproduktion in nichtoptimalen Temperaturen wird im nächsten Abschnitt bei den Versuchen in 22^0 genauer berichtet.

Da nach der Einwirkung schädlicher Temperaturen die Sterblichkeit ziemlich groß war, konnten meist nur einige wenige Weibchen von etwa 50—100 Eiern in jedem Versuch, vielfach gar keine gezogen werden. Diese Unterlagen reichen natürlich nicht aus, um ein endgültiges Urteil über die Wirkung dieser Temperaturen im Stufenversuch auf die Geschlechtsverhältnisse zu fällen. Da jedoch die Untersuchungen über die Häutungszeiten uns eine gute Kenntnis der Temperaturwirkung vermittelt haben, kann auf das Verhalten der Falter geschlossen werden, wenn wir die gleichen Methoden anwenden wie dort. Die Tabelle 16 zeigt, daß tatsächlich durch Rechnung zu ermitteln ist, was wir bisher über das Geschlechtsleben der Insekten wissen. Die an *Prodenia littoralis* gemachten Beobachtungen fügen sich völlig in das gegebene Schema ein. Tabelle 16 gibt unter A die Zeiten an, die von der Geburt bis zu dem betreffenden Lebensabschnitt benötigt werden, wenn die frisch gelegten Eier 2, 5, 7, 10, 20 usw. Stunden in 36^0 verbleiben und sich bis $s = 0{,}425$ bzw. 1,06 bzw. 1,48 usw. entwickelt haben. Die Entwicklungsgeschwindigkeit ist dann v_1. Ist die Einwirkungszeit in 36^0 größer als 90 Stunden, d. h. wenn noch die zweite Häutung in 36^0 erfolgt, so schlüpfen nach Tabelle 14 keine Falter mehr aus der Puppe.

Tabelle 16. Die Änderung der Begattungsfähigkeit durch verschieden lange Einwirkung von 36° während der Jugendentwicklung. A Entwicklungs- und Lebensdauer. B Dauer der einzelnen Perioden.

		Zeit t_1 in 36° →	0	2	5	7	10	20	30	40	50	60	70	80
		Entwicklungsstufe s_1	Ei ohne äußere Kennzeichen						Ei mit Mandibeln		Raupe I			
			0	0,425	1,06	1,48	2,1	4,14	6,11	8,02	9,86	11,64	13,36	15,02
		Entwicklungsgeschwindigkeit v_1	0,2132 $= P$	0,2119	0,21	0,2087	0,2068	0,2004	0,194	0,1876	0,1802	0,1748	0,1684	0,162
		Schlüpfen des Falters	435	438	442	445	449	473	490	510	545	570	608	669
A	physiologisch	Reife	459	456	450	446	—	—	—	—	—	—	—	—
		Kritisches Alter	720	717	711	707	704	684	666	647	625	611	—	—
B		Reifung	24	18	8	1	0	0	0	0	0	0	0	0
		Geschlechtstier	261	261	261	261	255	211	176	137	80	41	0	0
		Greis	218	217	219	220	217	219	219	219	220	218	204	125
A	morphologisch	Reife	459	461	469	472	476	502	521	546	590	623	685	+
		Kritisches Alter	720	722	749	757	789	+	+	+	+	+	+	+
B		Reifung	24	25	27	27	27	29	31	36	45	53	77	125+
		Geschlechtstier	261	261	280	285	313	401+	364+	320+	255+	206+	127+	0
		Greis	218	212	181	170	132	0	0	0	0	0	0	0
A		Tod	938	934	930	927	921	903	885	866	845	829	812	794
B		Ganze Falterzeit	503	496	488	482	472	430	395	356	300	259	204	125

Bevor genauere Untersuchungen in der angedeuteten Richtung vorliegen, müssen wir mit zwei Möglichkeiten rechnen: 1. Reife und kritisches Alter sind physiologisch bestimmt, d. h. maßgebend für den Zustand des Falters ist die Geschwindigkeit v oder 2. sie sind morphologisch-anatomisch gekennzeichnet, dann ist der s-Wert maßgebend. Im Optimum charakterisieren s und v gleichwertig den Alterszustand, bei nichtoptimalen Temperaturen in dauernder oder kurzer Einwirkung wird jedoch der zugehörige v-Wert schon früher erreicht, wie wir in Tabelle 14 gesehen haben. Da es sich hier zunächst nur um die Begattungsmöglichkeit jungfräulicher Weibchen handelt, kommt die Kennzeichnung durch $v = 0{,}1091$ für die Reife und $v = 0{,}0497$ für das kritische Alter in Frage. Es ist dann

$$v_1 = P - gt_1$$

$$v = v_1 - g_0 t$$

$$t = \frac{v_1 - v}{g_0}.$$

In diese Gleichung werden die v-Werte für die Reife bzw. das kritische Alter eingesetzt. Ist $v > v_1$, so wird der Wert t negativ, d. h. der der Reife oder dem kritischen Alter entsprechende physiologische Zustand tritt bereits vor dem Schlüpfen des Falters aus der Puppe ein (durch einen Strich in der Tabelle bezeichnet). Im Grunde genommen ist ja die Puppe kein eigentliches Stadium wie die Raupenstadien, da der Beginn des imaginalen Lebens schon in der Puppe liegt und diese nur ein morphologisches Hilfsmittel für die Entwicklung der Imago ist.

In Tabelle 16 ist bei dem Kennwort „physiologisch" unter A die Zeit $t + t_1$ eingesetzt; die Dauer der einzelnen Lebensabschnitte findet sich unter B. Da zeigt sich, daß die Lebensdauer des weiblichen Falters um so kleiner ist, je länger die schädigende Einwirkung von 36° währte. In verschiedener Weise verkürzt sich dann auch entsprechend der Stufenwirkung von 36° die Reifungszeit und die Periode als Geschlechtstier. Gemeint ist hier immer nur die vorhandene Begattungsmöglichkeit des jungfräulichen Weibchens, nicht die tatsächlichen Zeiten nach vollzogener Begattung. Hier werden wahrscheinlich andere Faktoren mit hineinspielen, die in morphologisch-anatomischen Dingen ihre Begründung finden. In Tabelle 16 sind unter dem Kennwort „morphologisch" die Zeiten wiedergegeben, wenn wir wie bei den Häutungen nach der Formel

$$t = \frac{1}{g_0}\left(v_0 - \sqrt{v_0^2 - 2g_0(s - s_0)}\right)$$

unter Einfügung von $s = 73{,}93$ für die Reife und $s = 94{,}35$ für das kritische Alter rechnen und ebenfalls $t + t_1$ eintragen.

Für die Geschlechtsverhältnisse des Falters ergibt sich nach der Stufenwirkung von 36°, daß der Zeitpunkt des Schlüpfens sich immer

weiter hinausschiebt, daß der Tod aber immer früher eintritt, also die ganze Falterzeit kürzer werden muß. Auch in den übrigen Tabellen zeigt sich trotz der Verlängerung der Zeiten für die Entwicklungsstadien eine Verkürzung der Gesamtlebensdauer, die auf Kosten des Falterlebens geht. Innerhalb der Falterzeit wird bei physiologischer Betrachtung die Reifezeit und die Geschlechtsperiode stufenweise verkürzt, aber die Greisenzeit bleibt bei den Weibchen, die nicht begattet werden, ungefähr gleich lang. Erst von dem Augenblick ab, wo eine Geschlechtsperiode im Falterleben nicht mehr vorhanden ist, wird auch das Greisenalter kürzer, d. h. der Falter bringt jetzt sein ganzes Leben im Zustand des Greisenalters zu. Anders bei morphologischer Betrachtungsweise. Hier wird zunächst das Greisenalter von der Schädigung getroffen und zwar verhältnismäßig stark, dagegen verlängert sich die Reifezeit ständig, und die Geschlechtsperiode wird zunächst bei kürzerer Einwirkung länger bis zu dem Punkte, wo der Falter gar kein Greisenalter mehr erlebt. Von da ab verkürzt sich auch wieder die Kopulationszeit, die dann mit dem Tode abschließt. Auch hier hört schließlich die Begattungsfähigkeit nach einer Einwirkungszeit, die zwischen 70 und 80 Stunden liegt, auf, und der Falter bringt sein ganzes Leben im Zustand der Reifung zu.

Es ist offensichtlich, welche Bedeutung es vom theoretischen wie praktischen Standpunkt hat, das imaginale Leben im bezug auf die Geschlechtsverhältnisse genau kennen zu lernen. Für den Lebensablauf des unbegatteten Weibchens sprechen alle Tatsachen für die Betrachtung unter dem physiologischen Gesichtspunkt, vor allem, was die Vorverlegung des kritischen Alters angeht[1]. Über die Verhältnisse des Falters nach der vollzogenen Begattung liegen in der Literatur bisher nur gelegentliche Beobachtungen vor, die nicht unter einheitlichen Umgebungsfaktoren gewonnen wurden, so daß sich sichere Schlüsse noch nicht ziehen lassen, wie weit die morphologischen und anatomischen Erscheinungen der Eibildung, des Eitransportes und der Mechanismus der Befruchtung des Eies sich im Stufenversuch ändern werden und wie der Geschlechtsakt als solcher, vielleicht als Begattungsshock sich im weiteren Leben auswirkt. Aber die in Tabelle 16 vorgelegten Zahlen berechtigen zu der Hoffnung, daß mit Hilfe der hier dargelegten Methoden auch die Geschlechtsverhältnisse der Insekten im einzelnen auf Grund der vorhandenen Gesetzmäßigkeiten dargestellt werden können. Genaue experimentelle Untersuchungen über diese Dinge habe ich begonnen.

8. Beobachtungen über den Lebenslauf in niederen Temperaturen.

Für die Untersuchungen in tiefen Temperaturen stand mir die Temperatur des schmelzenden Eises und die des Eis-Kochsalzgemisches zur

[1] Vgl. dazu auch die Verschiebung des kritischen Alters durch Kohlensäurebegasung (Janisch 1924 und 1927).

Verfügung, die in Aurophangefäßen trotz der hohen Außentemperaturen ohne Wechsel des Gefäßes über 24 Stunden konstant gehalten werden konnten. In gleicher Weise wie bei den überoptimalen Temperaturen wurden auch hier kurzdauernde Versuche angestellt und die Eier nach der Einwirkung in das Optimum überführt. Die hier beobachteten Erscheinungen entsprechen völlig denjenigen, welche bei hohen Temperaturen beschrieben wurden: Kurzdauernde Einwirkung (bei 0^0 von 9—40 Stunden, bei -18^0 von 1—17 Minuten) ruft eine Verlängerung der Zeiten bis zum Schlüpfen und zu den Häutungen hervor, die morphologische Kennzeichnung der Raupenstadien verwischt sich in dem gleichen Sinne wie bei der Einwirkung hoher Temperaturen. Besonders ist die Unterscheidung zwischen Raupe III und IV und zwischen Raupe IV und V erschwert. Diese Beobachtungen beweisen, daß der biologische Effekt von extrem hohen und tiefen Temperaturen gleichwertig ist. Neue Untersuchungen von A. Hase an Bettwanzen, von denen ich bei Drucklegung dieser Arbeit durch persönliche Mitteilung Kenntnis erhielt, zeigen das gleiche Ergebnis nach kurzdauernder Einwirkung von niederen Temperaturen, nämlich Verzögerungen bei der Entwicklung in ungefähr optimaler Temperatur.

Für Temperaturen, die unter der Zimmertemperatur von 29^0 innerhalb der vitalen Zone lagen, hatte ich nur einen Kühlbrutschrank bei mir, der aber bei einer Leitungswassertemperatur von 28^0 und bei dem schnellen Wegschmelzen des Kühleises keine Regulierung von 28^0 abwärts gestattete. Dagegen gelang es, ihn durch ein Eis-Kochsalzgemisch im Inneren des Schrankes auf etwa 22—23^0 zu halten. Es erwies sich aber gerade diese Temperatur als sehr glücklich für Beobachtungen über die Änderung der Geschlechtsverhältnisse. Trotzdem ich anfänglich wegen der geringen Sterblichkeit geneigt war, diese Temperatur als nicht schädigend anzusehen, fand sich doch, daß sie eine Störung im Lebensablauf von *Prodenia* hervorruft, die zeigt, wie klein die vitale Zone bei manchen (stenothermen) Insekten sein kann. In der zur Verfügung stehenden Zeit konnte leider nur eine Generation in dieser Temperatur gezogen werden, an der die Häutungsdaten nicht mit Sicherheit festzulegen waren, weil hier die Farbänderung der Raupenstadien eine einwandfreie Protokollierung erschwerte, und die Daten erst an mehreren Generationen genauer hätten ermittelt werden können. Die Falter aber zeigten ein eigenartiges Verhalten. Ein großer Teil der Weibchen wurde überhaupt nicht begattet (Männchen zum Teil ebenfalls in 22—23^0, zum Teil im Optimum gezogen), ein anderer Teil wurde wohl begattet (Bursa copulatrix mit Spermatophoren), legte aber nur unbefruchtete Eier ab, bei einem weiteren Teil waren z. B. von etwa 300 Eiern nur 20 befruchtet, die meist in einem geschlossenen kleinen Bezirk vielfach inmitten des ganzen Eihaufens lagen. Es erweckte den Eindruck, als ob das Sperma nur zeit-

weilig in kleinen Mengen aus den Reservoiren fließen konnte (vielleicht infolge Untüchtigkeit der umgebenden Muskeln). Ein kleiner Teil der Weibchen legte dann meist befruchtete Eier, die Jungraupen ergaben. Die Zahl der Eier war durchweg zum Teil bedeutend kleiner als von Faltern im Optimum. Die Lebenszeit der Falter war sehr viel kleiner als bei denen des Optimums: es lebten die unbegatteten Weibchen 159—232, die begatteten 168—216 Stunden[1]. Die letzten Eier des begatteten Weibchens waren im Optimum normal befruchtet, in 22° dagegen unbefruchtet. Diese Beobachtungen zeigen, daß durch den ständigen Aufenthalt in 22—23° die Tiere soweit geschädigt werden, daß sie schon kurz nach dem Schlüpfen aus der Puppe nahe am kritischen Alter stehen, also physiologisch viel älter sind, als sie morphologisch und zeitlich nach dem Schlüpfen sein sollten, d. h. daß hier Verhältnisse herrschen, wie sie in Tabelle 16 unter „physiologisch" dargestellt sind.

9. Die Entwicklungsdauer-Temperaturkurve.

Bei der Diskussion um den Charakter der Abhängigkeit der Entwicklung von der Temperatur handelte es sich zunächst immer nur um Teilprozesse der Entwicklung. Ich habe dann 1928 und 1929 die Gesamtlebensdauer in den Vordergrund der Beobachtung gestellt und auseinandergesetzt, daß die umstrittene vitale Zone und die in den kritischen Zonen vorhandenen Beziehungen zwischen Expositionszeit und Temperatur einer einheitlichen Kurve zugehören, die in Abb. 4 dieser Arbeit wiedergegeben ist. Ohne die späteren Erweiterungen (1927, 1928) meiner Anfangsbefunde von 1925, die zu der Deutung der Temperaturabhängigkeit als Kettenlinie geführt hatten, zu berücksichtigen, hat dann 3 Jahre später Martini (1928) an diesen Erstergebnissen Kritik geübt. Da diese von mir selbst bereits überholt waren, lohnt es sich nicht mehr, im einzelnen auf die zum Teil stark polemischen Ausführungen Martinis einzugehen (siehe auch das Referat von A. Hase in den Berichten über die wiss. Biologie, Bd. 10, 1929, S. 370), zumal er auf gänzlich unbewiesenen und tatsächlich sachlich falschen Voraussetzungen (Entwicklungsnullpunkt siehe unten) fußt[2].

Die Aufgabe, die sich nach den Ergebnissen der vorigen Abschnitte für das Problem der Temperaturabhängigkeit ergibt, besteht darin, den Verlauf der Entwicklung auch in seiner Temperaturabhängigkeit zu ermitteln. In Abb. 13 ist die dick ausgezogene Linie die Lebenserwartung

[1] Auch Alpatov und Pearl beobachteten eine Verkürzung der Imaginalzeit bei *Drosophila melanogaster* in 28°, wenn die vorimaginale Entwicklung in 18° erfolgte.

[2] Das Exponentialgesetz selbst liegt auf einer ganz anderen Ebene, als Martini zu sehen glaubt, und ist als *allgemeines* Gesetz wirklich unabhängig davon, ob der eine oder andere Punkt bei der Embryonalentwicklung der Mehlmotte ein wenig höher liegt.

des Organismus, wenn von 10 Stunden alten Eiern ausgegangen wird, wie es im Experiment meist der Fall ist. Sie gehört einer Kurve vom Charakter der Abb. 5 an. Die Entwicklung verläuft dann in erster Annäherung allgemein nach

$$s - s_0 = v_0 t - \frac{1}{2} g t^2 + h t - K.$$

Setzt man nun für die zu untersuchende Entwicklungsstufe den zugehörigen s-Wert ein, so wird die Entwicklungsdauer in der Temperatur T:

$$t = \frac{1}{g}\left(v_0 + h - \sqrt{(v_0 + h)^2 - g(s - s_0 + K)}\right).$$

Auf diese Weise erhält man für die verschiedenen Entwicklungsstufen die Kurven der Abb. 13, die nach links in dem Sinne der Abb. 4 fortgesetzt zu denken sind, wie die Beifigur in Abb. 13 schematisch andeutet. Die genaue Feststellung des Verlaufs in Temperaturen unterhalb 29° kann bei dem Mangel an ausreichenden Unterlagen für die Berechnung der Konstanten für *Prodenia littoralis* noch nicht vorgenommen werden. Es zeigt jedoch der Kurvenverlauf in überoptimalen Temperaturen deutlich genug, wie die verschiedene Meinung der Autoren sich erklärt. Je früher die Beobachtung über die Entwicklung abgebrochen wird, eine desto flachere Kurve wird erhalten und desto schwerer ist die Existenz und die Lage des Minimums festzustellen. Das Minimum der Lebensdauerkurve in Abb. 5 liegt bei 29° und kennzeichnet damit das Optimum, in dem die größte Weglänge der Entwicklung in der kürzesten Zeit durchlaufen wird. Betrachtet man aber die Entwicklung nur bis zum Schlüpfen des Falters, so verlagert sich das Minimum nach der höheren Temperatur hin und liegt etwa bei 30°. Da jedoch die Gesamtentwicklung hier nicht bis $s = 100$ geht, kann dieser Punkt nicht als das Optimum angesehen werden. Die Entwicklungsdauer bis zur Verpuppung hat dann ihr Minimum bei etwa 31°. Je weiter man nun in der Entwicklung zurückgeht, desto mehr verlagert sich der Minimumpunkt, und gleichzeitig verflacht sich die Kurve so, daß das Minimum kaum noch genau nach dem Augenschein festgelegt werden kann. Je frühere Entwicklungsstufen man betrachtet, bei desto höheren Temperaturen erfolgt das Hochbiegen der Kurve. Es wird daraus völlig verständlich, daß das bei der Embryonalentwicklung zuerst den Beobachtern entging oder wenn (Martini) die nur wenig größeren Daten als nicht ausreichend für den genauen Beweis erachtet wurden. Dadurch aber, daß man die Lebensdauer als die Hauptfunktion ansieht und die Entwicklung unter dem Bilde einer verzögerten Bewegung dieser Hauptkurve unterordnet, gewinnen wir eine Anschauung von den Verhältnissen, wie sie bei den Insekten (und auch bei anderen Tieren und Pflanzen) bekannt sind. Aus der Abb. 13 folgt, daß die kürzeste Entwicklungsdauer eines Stadiums durchaus nicht dem Op-

timum entspricht[1]. Es ist die Reaktion der Insekten nur dann unmittelbar zu vergleichen, wenn sie zu derselben Entwicklungsstufe gelangen, aber nicht mehr, wenn man z. B. die Wirkung der Temperatur bei der Entwicklung bis zur ersten Häutung mit der Wirkung von 40° vergleichen will, da in 40° die erste Häutung tatsächlich nicht mehr stattfindet. Die Beifigur in Abb. 13 zeigt, daß die Deutung des Kurvenverlaufs einer Teilentwicklung als Kette zwischen den Ästen der Lebensdauerkurve besser begründet ist als irgendeine andere Kurve mit einem Entwicklungsnullpunkt und daß man sehr wohl, wie ich 1925 und 1927 ausführte, mit einer (asymmetrischen) Kettenlinie arbeiten und die Zeiten für die einzelnen Entwicklungsstufen vergleichen kann. Hinzu kommt noch die Zahl der sich bis dahin entwickelnden Tiere und die Mortalität in den verschiedenen Temperaturen, so daß die Verhältnisse sehr viel komplizierter sind, als daß sie unter einem einfachen Bilde betrachtet werden könnten.

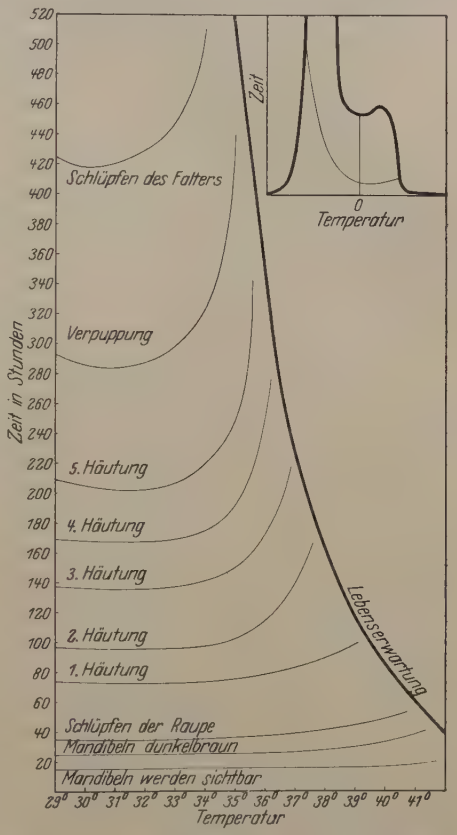


Abb. 13. Die Zeiten bis zur Erreichung der Entwicklungsstufen in überoptimalen Temperaturen. Beifigur: Die Temperaturabhängigkeit einer Teilentwicklung in ihrer Beziehung zur Lebensdauer.

Wenn sich also auch die Temperaturkurve der Embryonalentwicklung dem Verlauf einer Hyperbel, wie sie die Wärmesummenregel fordert, nähert, so zeigt doch der Fortgang der Entwicklung durch die nicht mehr zu vernachlässigende Verlängerung der Zeiten, daß die Hyperbel auch für Überschlagsrechnungen kaum irgendwelchen Wert hat[2]. In stetiger Wiederholung wird die Anwendung der Wärmesummenregel in der Formulierung von Blunck für ökologische und angewandt-entomologische

[1] Bei dem Käfer *Popillia japonica* findet auch Ludwig verschiedene Minimal-, Optimal- und Maximaltemperaturen beim Ei-, Larven- und Puppenstadium.

[2] Von der theoretischen Unhaltbarbeit der Hyperbel habe ich in früheren Arbeiten so ausführlich gesprochen, daß ich hier darauf verweisen kann.

Zwecke in den letzten Jahren besonders von Bodenheimer propagandiert, trotzdem er zugibt, daß sie in Wirklichkeit eine Fiktion ist. Die rechnerische Einfachheit der Hyperbel verführt dazu, nur einige wenige Punkte innerhalb der vitalen Zone experimentell zu bestimmen und die übrigen Daten rechnerisch zu ermitteln. Die Hauptfrage nach der ökologischen Bedeutung der Temperatur liegt aber nicht allein in dem Verlauf der Einzelkurve, sondern auch in der Lage der biologisch ausgezeichneten Punkte in der Temperaturskala, deren Festsetzung nach den Methoden der Wärmesummenregel ganz uneinheitlich für die einzelnen Entwicklungsstadien ist, da das Vorleben und die Art der Entwicklung völlig unberücksichtigt bleibt. Nicht die vitalen Temperaturen bestimmen die ökologischen Grenzen der Ausbreitung einer Tierart und die Art ihrer Vermehrung, sondern die biologisch extremen Temperaturen und auch diese meist nicht in ihrer Dauerwirkung, sondern in ihrer zeitlich begrenzten Einwirkung. Es muß darum auf diese Dinge näher eingegangen werden.

10. Die Einteilung der Temperaturskala und die kritischen Punkte.

Die Grundlage, mit der die Hyperbeltheorie steht und fällt, ist die Existenz eines Entwicklungsnullpunktes, das ist eine Temperatur, in welcher der Organismus unendlich lange Zeit braucht, um seine Entwicklung zu vollenden, in der also praktisch ein absoluter Stillstand der Entwicklungsvorgänge eintritt[1]. Es widerspricht das aber jeder Erfahrung, denn wir wissen, daß die Lebensdauer in tiefen Temperaturen durchaus begrenzt ist, und daß die Organismen dann sterben. Sinkt die Temperatur unter diesen „Entwicklungsnullpunkt", so tritt der Tod um so früher ein, je tiefer die Temperatur ist. Wird also diese zeitliche Begrenzung des Lebens als Kriterium gewählt, so hat die Kurve ein Maximum der Lebensdauer, wie es Abb. 4 zeigt. Genau die gleichen Verhältnisse haben wir in höheren Temperaturen, so daß ein nun allerdings nicht mehr als „Entwicklungsnullpunkt" zu bezeichnender kritischer Kältepunkt dem kritischen Wärmepunkt völlig wesensgleich ist, wie ich das schon 1928 und 1929 ausgeführt habe. Im Sinne der Wärmesummenregel wäre der kritische Wärmepunkt diejenige Temperatur, in welcher keine „Entwicklung" mehr stattfindet. Was hier unter „Entwicklung" zu verstehen ist, geht aus den Arbeiten von Bodenheimer nicht klar hervor. Ursprünglich war sicher gemeint, daß die Junglarven nicht mehr aus dem Ei schlüpfen sollten, dann aber wird hervorgehoben, daß die Entwicklung bis zur Ausbildung des Vollinsekts verfolgt werden müßte. An anderer Stelle bezeichnet er den Minimumpunkt der Entwicklungskurve als kritischen Wärmepunkt. Wir haben aber in Abb. 13 gesehen,

[1] Man sollte sich daran gewöhnen, auch in der Biologie um der Einheitlichkeit der Darstellung willen die abhängige Variable (hier die Zeit) als y-Achse und die Unabhängige (hier die Temperatur) als x-Achse zu zeichnen.

daß dieser Minimumpunkt in der Temperaturskala wandert, so daß diese Festsetzung nicht für alle Entwicklungsstufen gültig sein kann.

Es galt als Hauptaufgabe meiner Reise nach Ägypten, Wesen und Lage dieser kritischen Punkte in dem 1929[1] von mir dargelegten Sinne (vgl. Abb. 4 dieser Arbeit) experimentell zu klären, und ich bin dabei den Weg gegangen, besonders den kritischen Wärmepunkt dadurch herauszufinden, daß der Gang der Entwicklung in den in Frage kommenden Temperaturen (das sind besonders die zwischen 33° und 37°, wo der Steilabfall der Kurven liegt) im Dauerversuch und durch unterbrochene Einwirkung dieser Temperaturen genau verfolgt wurde. Es ergab sich dabei, daß an keiner Stelle biologische Reaktionen vorliegen, welche die Existenz eines kritischen Wärmepunktes notwendig fordern. Das geht aus dem Verlauf der Lebensdauer- und Todpunktkurve in Abb. 5 und 6 und der Größe der Entwicklungskonstanten in Abb. 7 und 8 mit aller Deutlichkeit hervor. Es ist also lediglich ein solcher kritischer Wärmepunkt durch den Steilabfall der Kurven in Abb. 5 und 6 vorgetäuscht worden. Da genau die gleiche Situation auch für den kritischen Kältepunkt vorliegt (vgl. Janisch 1929a), ergibt sich, daß kritische Temperaturen in der Temperaturskala in Wirklichkeit nicht existieren, und daß in allen Temperaturen eine Entwicklung stattfindet, wenn sie auch in extrem hohen und tiefen Temperaturen sehr langsam und nicht sehr weit vorschreitet. Meine Beobachtungen an *Prodenia*-Eiern bestätigen das[2], und auch Hase zieht aus seinen Kälteversuchen an Wanzeneiern den Schluß, daß die Entwicklung niemals stillsteht, solange der Organismus noch lebt.

Die Ansicht Bodenheimers, daß die ökologischen Grenzen einer Spezies durch die Lage des Entwicklungsnullpunktes und des kritischen Wärmepunktes gegeben sind, kann dann aber nicht mehr bestehen. Seine Forderung, durch internationale Zusammenarbeit (1926, S. 119) für die Großschädlinge diese Punkte festzulegen, muß darum abgelehnt werden. Auf die allgemeinen Gründe, die gegen eine Hyperbel, auch solche höherer Ordnung sprechen, kann ich in diesem Zusammenhang nicht eingehen. Es genügt aber, auf die Abb. 4 zu verweisen, die deutlich zeigt, daß wir es in keinem Falle mit einer Hyperbel zu tun haben. So ist auch der Versuch, Temperaturkoeffizienten von der Hyperbel aus (Belehradek) aufzustellen, abwegig, so sehr auch die Absicht zu begrüßen ist, die protoplasmatischen Prozesse des Alterns durch Temperaturkoeffizienten zu erfassen. So gern ich auch Bodenheimer zustimme in seinen Bemühungen, die Ergebnisse der verschiedenen Autoren *einem*

[1] Diese Arbeit wurde bereits Ende 1927 fertiggestellt, sie konnte aber aus drucktechnischen Gründen erst 1929 erscheinen.

[2] Genauere Untersuchungen über den Gang der Embryonalentwicklung in extremen Temperaturen werden zurzeit in meinem Laboratorium durch Herrn Dr. Bock durchgeführt.

Ziele zuzuführen und die Reaktion der Insekten auf ökologische Faktoren zahlenmäßig zu bestimmen, um daraus die Verbreitungsgrenzen und die Individuenzahl abzuleiten, so wenig geeignet für die tatsächliche Erfassung der Verhältnisse sind die Begriffe Thermalkonstante und Entwicklungsnullpunkt, selbst als „Fiktionen" nicht, da sie nur für Temperaturmittel gelten, und den Gang der Entwicklung, besonders unter wechselnden Außenbedingungen, nicht berücksichtigen. Das geht besonders aus seiner letzten umfangreichen Arbeit (1929) über Pseudococcus citri hervor, die deutlich zeigt, wie wenig selbst zahllose Daten das eigentliche Problem zu fördern vermögen, wenn die Untersuchungen sich auf einen verhältnismäßig eng begrenzten Temperaturbezirk beschränken. Selbst da fallen die erhaltenen Daten gruppenweise unerlaubt weit aus der berechneten Hyperbel heraus, besonders in der Nähe des vermutlichen Optimums[1]. Die Arbeitsmethoden und die begrifflichen Grundlagen sind noch viel zu ungeklärt, als daß die angewandte Entomologie und Ökologie den Bodenheimerschen Forderungen folgen könnte[2].

Als einziger biologisch ausgezeichneter Fixpunkt in der Temperaturskala kann nur das Optimum angesehen werden, d. h. diejenige Temperatur, in welcher die weitmöglichste Entwicklung (bis zum physiologischen Alterstod) in der kürzesten Zeit erfolgt. Die tatsächliche Reaktion des Organismus in anderen Temperaturen ist dann von den zugehörigen Entwicklungskonstanten abhängig, die wir vorläufig aus den angeführten Gleichungen parabolischer Form entnehmen, die aber später nach umfassenderen Formeln [etwa nach Art der Gleichung (16)] genauer aufgestellt werden müssen. Jede wenn auch kurzdauernde Abweichung vom Optimum bewirkt eine — bei geringer Abweichung zwar kleine — Störung des Entwicklungsverlaufs und bedeutet eine Schädigung des Organismus. Diesen Gedanken, den ich schon einmal (1927) in seiner Bedeutung für die angewandte Biologie ausführlich behandelt habe, hat dann Bodenheimer 1928, S. 737 dahin formuliert, daß die Tiere in einer geradezu pessimalen Umwelt leben, die ihnen gerade noch die Existenz gestattet. Uvarov sagt 1929, S. 13 ebenfalls: "Insect species survice not because of their wonderful adaptation to environment, but in spite of their insufficient adaptation and owing to their high reproductive abilities."

[1] Gerade diese Tatsache zeigt, daß die überoptimalen Temperaturen, die sicherlich in Palästina ebenso als wichtiger begrenzender Faktor anzusehen sind wie in Ägypten, nicht erfaßt werden.

[2] Ein wirkliches Verständnis der ökologischen und epidemiologischen Erscheinungen kann m. E. nur durch vertiefte physiologische Untersuchungen gewonnen werden, trotzdem sie viel Zeit fordern. Das Ziel B.s dagegen ist, durch einfache Fiktionen möglichst schnell eine breite Übersicht zu schaffen, die zwar nur provisorisch ist, aber doch zunächst, besonders für angewandt-entomologische Fragen, gewisse Vorteile bieten soll.

Die Einteilung der Temperaturskala in eine mittlere vitale Zone und je eine kritische Wärme- und Kältezone hat also nur einen sehr bedingten Wert und kann nur Geltung haben, wenn die Tiere ständig in den betreffenden Temperaturen sich aufhalten. Die vitale Zone würde dann alle diejenigen Temperaturen umfassen, in denen bei Dauerwirkung der Temperatur die Tiere zur Fortpflanzung gelangen. Das ist selbstverständlich nur eine sehr rohe Begrenzung und hat keinerlei vergleichend biologischen Wert. Es muß betont werden, daß das Optimum ein Punkt in der Temperaturskala ist und nicht ein Bezirk. Mir scheint, als ob der Ausdruck „Optimum" manchmal für das gebraucht wird, was hier als vitale Zone bezeichnet ist.

Aus der Größe der Wirkungskonstanten in den verschiedenen Temperaturen geht weiter hervor, daß die ökologische Wirkung der Temperaturen, die weit entfernt vom Optimum liegen, verhältnismäßig sehr viel größer ist, als von nahe beim Optimum gelegenen[1]. Es geht also nicht an, Mittelwerte der Temperaturen (Monatsmittel, Jahresmittel) für die klimatische Bedingtheit des Auftretens von Tierarten zu wählen. Wirken z. B. für gleiche Zeiten die Temperaturen 29°, 37°, 38°, 40°, so ist der Mittelwert 36°; addieren wir dagegen die zugehörigen g-Werte von *Prodenia* als Maßstab für die Wirkungsgröße, so erhalten wir einen mittleren Wirkungswert von 0,001282, der einer Temperatur von 37,7° entspricht. Noch abwegiger wird das Ergebnis, wenn die Temperaturen um das Optimum schwanken, ja es kann sein, daß wir als Mittelwert gerade das Optimum erhalten, aber das Verhalten der Tiere ist durch eine, sei es auch kurze Einwirkung z. B. von 40° durchaus nicht mehr optimal. Es folgt daraus, daß sehr viel eingehendere Kenntnisse von dem Entwicklungsverlauf in den verschiedenen Temperaturen notwendig sind, daß vor allem das Optimum einer Tierspezies genau bekannt sein muß, um ihre ökologische Begrenzung durch die Temperatur festzustellen. Für die übrigen Bedingungen (Feuchtigkeit, Ernährung), gilt sinngemäß das Gleiche. In der freien Natur ist dann der biologische Effekt nicht aus den Mittelwerten der Temperaturgrade, sondern aus der Wirkungsgröße dieser Temperaturen zu erschließen. Dabei sind die Maxima und Minima der Temperaturen, auch wenn sie nur kurz dauern, von einer Bedeutung, die nicht vernachlässigt werden kann. Es bedarf nur eines Hinweises, welche Bedeutung die Kleinklimamessung, die in der Botanik in neuerer Zeit immer mehr beachtet wird, auch für die Entomologie hat. Wie die in Abschnitt I dieser Arbeit angeführten Messungen auf Baumwollfeldern zeigen, sind die Unterschiede der Temperatur- und Feuchtigkeitsgrade an den Stellen, wo die Insekten wirklich leben, von den durch die metereologischen Stationen gemessenen Lufttemperaturen oft recht erheblich.

[1] In der Botanik wird diese Tatsache bereits weitgehend für die Ökologie herangezogen (vgl. Lundegårdh).

11. Die Kurve der Sterilisation und Desinfektion.

Noch in einer anderen Richtung zeigen die an *Prodenia littoralis* erhaltenen Ergebnisse den Weg zu einer vertieften Betrachtung der Verhältnisse. Der Steilabfall der Lebensdauerkurve ist, wie ich bereits ausführte, mit der Sterilisationskurve identisch, gibt also die Zeit an, welche die Organismen den Temperaturen ausgesetzt sein müssen, um zu sterben. Dabei ist in vielen Fällen nicht einheitlich verfahren worden. Die Kurve gab einmal den in der Temperatur schon eingetretenen Tod an, andermal aber zeigte sie nur die Zeit, die notwendig ist, damit der Organismus entweder nicht mehr die gewollte Reaktion (z. B. Wachstum oder Virulenz von Bakterien) zeigt oder bis zu einer bestimmten Entwicklungsstufe (z. B. Schlüpfen der Räupchen aus dem Ei, Keimung von Sporen und Samen) sich entwickelt oder innerhalb einer gewissen Zeit abstirbt. Die genaue Feststellung des tatsächlichen Todes ist in vielen Fällen gewiß nicht leicht, aber es folgt aus dem Entwicklungsverlauf nach kurzdauernder Einwirkung, daß die Temperaturkonstanten gerade durch solche kurzen Temperaturwirkungen zu ermitteln sind und dann dazu dienen können, den Zeitpunkt des Todes rechnerisch genau zu bestimmen, während er durch das Experiment nur eingegrenzt werden kann, häufig auch nur in sehr weiten Grenzen.

Für den sofort eintretenden Tod ist der Verlauf der Sterilisationskurve für hohe und für tiefe Temperaturen mit der Lebensdauerkurve identisch. ist also keine Hyperbel (Expositionszeit mal Temperatur = konstant), sondern der Teil einer größeren, über die ganze Temperaturskala verlaufenden Kurve vom Charakter der Abb. 4. Wird nun z. B. gefordert, daß *Prodenia littoralis* 100 Stunden nach der Einwirkung nichtoptimaler Temperaturen auf das frisch gelegte Ei absterben soll, so ist

$$L - t = 100,$$

wenn L die Gesamtlebensdauer und t die Expositionszeit in der Temperatur T ist. Es ist dann nach der Zeit t in T

$$v = P + h - gt,$$

und es wird im Optimum

$$L - t = \frac{v}{g_0} = \frac{1}{g_0}(P + h - gt).$$

Daraus errechnet sich

$$t = \frac{P + h}{g} - (L - t)\frac{g_0}{g}$$

oder in unserem Falle, da $\frac{P + h}{g} = L_T$ ist,

$$t = L_T - \frac{100 g_0}{g}.$$

Diese Zeit ist in Abb. 14 als dicke Linie eingetragen und beträgt 89,4% der in T möglichen Lebensdauer L_T, die als dünne Linie gezeichnet ist. Damit ist der allgemeine Verlauf der Sterilisationskurve für den gleichen biologischen Effekt klargestellt und seine Gleichgestaltigkeit mit der Lebensdauerkurve erwiesen. Nur in ihrem unteren Teil ähnelt sie bis zu einem gewissen Grade der Hyperbel: Expositionszeit mal Temperatur, da ja auch im kritischen Wärmepunkt, d. i. der Nullpunkt =

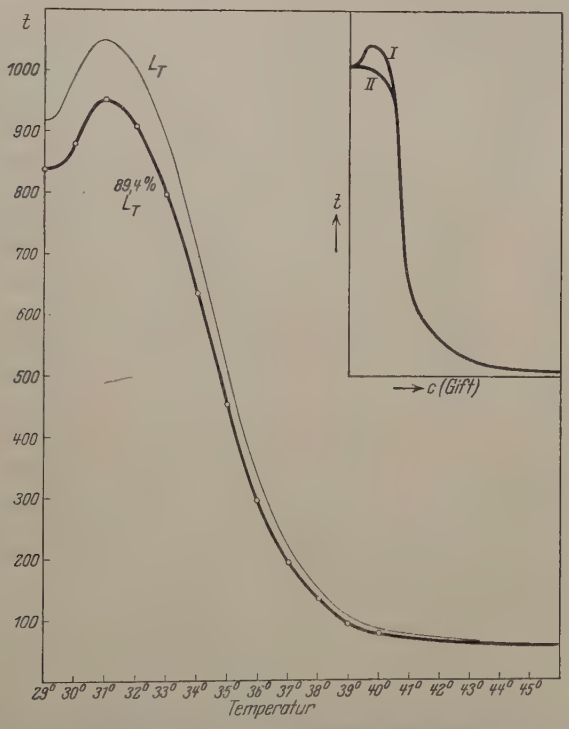


Abb. 14. Die Zeiten, welche *Prodenia* in den verschiedenen Temperaturen vom Ei ab verbleiben muß, damit der Tod 100 Stunden nach der Überführung in das Optimum erfolgt (= Sterilisation). Beifigur: Die Beziehungen zwischen Zeit und Giftkonzentration (= Desinfektion).

Koordinatenanfang der Hyperbel, die Lebensdauer nicht unendlich groß werden kann. Wichtig ist das Auftreten eines Maximums in Temperaturen, die man nicht mehr als eigentliche Sterilisation ansehen kann, weil sie schon in die vitale Zone fallen. Der wirkliche, biologisch gekennzeichnete Bezugspunkt (= mathematischer Nullpunkt) ist auch hier das Optimum.

Auch der Desinfektionskurve hat man Hyperbelgestalt zugeschrieben und als $c \cdot t$-Produkt die Beziehung Konzentration mal Zeit = konstant bezeichnet. Die Ähnlichkeit mit der Sterilisationskurve ist

offenbar. Auch hier ist das Leben immer, auch bei $c = 0$, zeitlich begrenzt, so daß ein Hochbiegen des Hyperbelastes bis in die Unendlichkeit biologisch unmöglich ist. Die Kurve muß also irgendwie, wie die Beifigur in Abb. 14 zeigt, an die Zeitachse herankommen, da die Lebensdauer bzw. bei schon höher in der Entwicklung stehenden Organismen (z. B. als Raupe verschiedenen Stadiums) die Lebenserwartung einen je nach den übrigen Umweltfaktoren feststehenden, endlichen t-Wert hat[1]. Die Art des Heranbiegens ist in den meisten Fällen für die Wirkung der Gifte noch nicht geklärt, jedoch ist anscheinend in vielen Fällen bei sehr kleiner Konzentration eine Lebensverlängerung vorhanden (Stimulation), wie sie z. B. Sekla neuerdings bei der Alkoholwirkung auf *Drosophila melanogaster* gefunden hat. Wegen der allgemeinen Bedeutung, welche diese Zahlen haben, seien seine Daten hier wiedergegeben:

Durchschnittliche Lebenslänge in Tagen:

Prozent Alkohol	0,5	2	5	7,5	10	15	20	30
wild	3,6	5	8,3	7,8	6,2	5,5	4	1,3
vestigial	3,6	5,2	7,5	6	5,3	4,8	1,2	0,5

Maximale Lebensdauer in Tagen:

Prozent Alkohol	0,5	2	5	7,5	10	15	20	30
wild	5	6	13	11	12	8	7	3
vestigial	6	7	10	9	9	6	2	1.

Dieses Verhalten entspricht völlig der Kurve I in Abb. 14, Beifigur. Trifft das allgemeiner zu, so würde die $c \cdot t$-Kurve gestaltlich völlig der Lebensdauerkurve gleichen. Damit sind Sterilisation, Desinfektion und Lebensdauer unter einen einheitlichen Gesichtspunkt gestellt, auch was die mathematische Lösung dieser Funktionen betrifft. Wichtig ist, daß auch während der Expositionszeit eine Entwicklung vor sich geht, die bei der biologischen Wirkung nicht vernachlässigt werden darf. Selbstverständlich spielt hier auch die Feuchtigkeit mit hinein. So hat z. B. Beattie für Fliegen nachgewiesen, daß feuchtgesättigte und trockene Luft den Todpunkt erniedrigt.

12. Die Wirkung der Feuchtigkeit und anderer Faktoren auf den Lebensablauf.

Den Einfluß der Feuchtigkeit auf den Entwicklungsgang von *Prodenia* habe ich in der Hauptsache in der Richtung untersucht, die optimale Feuchtigkeit für die Temperaturversuche heraus zu finden. Gearbeitet wurde in Exsikkatoren und Wägegläschen über feuchten Salzen, die eine bestimmte Wasserdampfspannung über sich erzeugen (vgl. dazu Obermiller). In folgender Tabelle 17 ist die relative Feuchtigkeit in Prozen-

[1] Deshalb ist die Zeit auch hier als abhängige Variable anzusehen: $t = f(c)$

ten bei verschiedenen Temperaturen angegeben. Die Zahlen für 20° sind von OBERMILLER übernommen, die in 2°, 15°, 29°, 38° wurden von mir in dem OBERMILLERschen Hygrometergefäß (Fueß, Berlin-Steglitz) gemessen. Sie können wegen der Hygrometermethode keinen Anspruch auf absolute Genauigkeit machen, genügen aber für biologische Zwecke zunächst. Die Verwendung von feuchten Salzen an Stelle von Schwefelsäure verschiedener Konzentration hat bei biologischen Untersuchungen so viele Vorzüge, daß ich auf Grund der gemachten Erfahrungen (neuerdings auch mit Bettwanzen) diese Methode in Vorschlag bringe. Schwefelsäure gibt sehr leicht Schwefeldioxyd ab, wenn Insekten, Häute, Kot,

Tabelle 17. Die relative Feuchtigkeit in Prozenten über angefeuchteten Salzen (krist.) in verschiedenen Temperaturen.

Feuchtigkeit über	2°	15°	20°	29°	38°
P_2O_5 trocken	0	0	0	0	0
$ZnCl_2$	10	10	10	10	10
LiCl.	16	15	15	13	13
$CaCl_2$	59	50	35	22	26
$Ca(NO_3)_2$.	64	58	55	50	40
NaCl	75	75	75	75	75
KCl.	86	86	86	86	86
K_2SO_4.	96	96	96	96	96
H_2O	100	100	100	100	100

Watte oder dergleichen hineinfallen. Die Erhaltung der Feuchtigkeitskonstanz in biologischen Versuchen stieß bisher vielfach auf Schwierigkeiten, die wohl Ursache dafür sind, daß so wenig Arbeiten über den Einfluß verschiedener Feuchtigkeiten auf die Insektenentwicklung vorliegen. Das Arbeiten mit solchen Salzen ist billig, bequem und für die Insekten völlig gefahrlos, wenn z. B. Ammoniumsalze und Azetate vermieden werden, die Ammoniak oder Essigsäure abspalten.

Bei *Prodenia littoralis* wurde mit Erfolg nur mit Eiern gearbeitet, da Blätter in den Exsikkatoren Feuchtigkeit abgeben, die zwischen den Blättern steht. Hier müßte in strömender Luft gearbeitet werden, die vorher durch die betreffenden Salze hindurch streicht. Jedoch stand mir eine derartige Apparatur in Kairo nicht zur Verfügung. Da es sich für mich hauptsächlich darum handelte, die optimale Feuchtigkeit für die verschiedenen Temperaturen heraus zu finden, genügte die Wirkung von Temperatur und Feuchtigkeit auf die Eier für meine Zwecke. Es stellte sich heraus, daß im Temperaturoptimum durch Trockenheit starke Verzögerungen und eine Verkürzung der Weglänge der Entwicklung eintrat. Außerdem bewirkt die Trockenheit eine größere Sterblichkeit. Es waren z. B. die Zeiten bis zum Schlüpfen der Raupen in 29°: P_2O_5: > 60,

$ZnCl_2$: 60, LiCl: 60, $CaCl_2$: 60, NaCl: 49, K_2SO_4: < 48, H_2O: $>$ 43 Stunden. Über P_2O_5 schlüpften von 641 Eiern nur 210, während in hohen Feuchtigkeiten meist 100% schlüpften. Die in Trockenheit nicht schlüpfenden Raupen sind im Ei fertig entwickelt, sie beißen zum Teil auch noch das Schlüpfloch, verlassen aber die Eischale nicht und sterben in diesem Zustand ab. In höheren Temperaturen findet sich die schnellste Entwicklung über KCl und K_2SO_4. Zum Beispiel sind in 35° die Raupen über KClund K_2SO_4 geschlüpft, über den übrigen Salzen und über Wasser zu derselben Zeit noch nicht. In 33° findet die schnellere Entwicklung über NaCl bis H_2O statt. Es läßt sich auch im Eipräparat die größere Weglänge der Entwicklung feststellen; z. B. war in 37° über Trockenheit der Kopf nur wenig dunkel vom Körper abgesetzt, über NaCl Kopf und Hals schon deutlich schwarz, über KCl war dann die Raupe voll entwickelt und eine schon zu derselben Zeit geschlüpft. In 36° sind in der gleichen Zeit über P_2O_5 und $ZnCl_2$ die Borsten eben gebildet, in LiCl bis $Ca(NO_3)_2$ die Borsten ein wenig länger, über NaCl und KCl Kopf und Borsten fast schwarz, der Körper ist glasig und läßt die Eingeweide erkennen, über K_2SO_4 und H_2O ist der Raupenkörper gut ausgebildet. In 40° bildet sich in den Trockenheiten der Embryo nur soweit aus, daß die Borstenbasen eben zu erkennen sind, von KCl ab aber ist deutlich Kopf und Schwanz zu unterscheiden, in hohen Feuchtigkeiten wird dann die Raupe noch weiter entwickelt. Nach $50^1/_4$ Stunden in 35° ergibt sich z. B. folgender Befund:

P_2O_5, $ZnCl_2$	Eier schwarz, tot.
LiCl:	Eier schwarz, Raupen schlüpfen kurz danach.
$CaCl_2$:	Raupen schlüpfen eben noch in 35°, viele dicht vor dem Schlüpfen, zum Teil gerade schlüpfend.
$Ca(NO_3)_2$:	Eier schwarz, Raupen schlüpfen kurz danach.
NaCl:	Raupen zum Teil geschlüpft, viele kurz vor dem Schlüpfen, zum Teil gerade schlüpfend.
KCl, K_2SO_4, H_2O	alles geschlüpft, keine Raupe mehr am Ei sitzend, Raupen weit wandernd.

Auch bei kurzdauernder Einwirkung höherer Temperaturen und Weiterbeobachtung im Optimum ist deutlich die verzögernde Wirkung der Trockenheit zu bemerken. So sind z. B. nach 31 Stunden 36° die Eier, welche über P_2O_5 bis LiCl sich befunden hatten, schwarz, aus denen über $CaCl_2$ bis NaCl waren einzelne Raupen geschlüpft, über KCl ist die Hälfte, über K_2SO_4 ein Drittel, über H_2O eine Raupe geschlüpft. Nach 48 Stunden 37° sind nur über K_2SO_4 Kopf und Borsten deutlich entwickelt. Nach 48 Stunden 34° sind die Schlüpfzahlen: P_2O_5: 10%, LiCl: 33%, NaCl: 75%, K_2SO_4: 100%, H_2O: 50%. Auch hier findet sich die schnellste Entwicklung über K_2SO_4.

Nach diesen Ergebnissen muß eine Feuchtigkeit von 90—95% als optimal für *Prodenia* angesehen werden. Bei höheren Temperaturen ist eine Feuchtigkeit von 100% schon schädigend. Ähnliche Versuche wurden auch in tiefen Temperaturen durchgeführt. Im Gegensatz zu hohen Temperaturen zeigte sich hier eine schnellere Entwicklung, wenn die Tiere während der kurzdauernden Einwirkung niederen Feuchtigkeiten ausgesetzt waren. So schlüpften nach $9^1/_2$ Stunden 0^0 Raupen nur aus den Eiern über LiCl und $CaCl_2$. Bei 16 Stunden Einwirkung von 0^0 zeigte sich bei der Präparation nach 3 Tagen Liegezeit im Optimum, daß von P_2O_5 bis NaCl der Embryo sich entwickelt hatte, der Kopf war deutlich abgegrenzt. Dagegen war bei Untersuchung mit starker Binokularvergrößerung über KCl, K_2SO_4 und H_2O nichts von einer Embryonalentwicklung zu sehen. Auch nach 17 Minuten —18^0 schlüpften die Räupchen nur, wenn die Einwirkung über P_2O_5 bis $CaCl_2$ erfolgt war.

Farbänderungen zeigten sich bei der Einwirkung von verschiedener Feuchtigkeit insofern, als die Farben der Raupen nach Trockenheit in der Jugend (z. B. nach 35 Stunden 37^0 über P_2O_5 während des Eistadiums) meist mehr smaragdgrün waren, ebenso bei $ZnCl_2$, hellgrün waren die Raupen zum Teil nach $CaCl_2$ und $Ca(NO_3)_2$. Bei Feuchtigkeiten höher als 75% waren die Raupen dann wieder normalfarbig.

In ähnlicher Weise verzögernd wirken sich auch andere Umweltfaktoren aus, wie Hunger, Nahrung von nicht bester Zusammensetzung oder ungünstigem Zustand (z. B. verschiedene Futterpflanzen, welke Blätter)[1], ungenügende Durchlüftung der Zuchtgefäße, Übervölkerung[2], so daß größte Sorgfalt bei der Aufzucht der Insekten walten muß, wenn man die Kombination aller optimalen Faktoren erreichen will. Es ist selbstverständlich, daß versucht werden muß, das Optimum für jeden Faktor durch den Stufenversuch heraus zu finden, um so allmählich zum absoluten Optimum zu gelangen. Es wird das im Anfang, solange Sonderuntersuchungen fehlen, natürlich nicht leicht sein und darum werden trotz größter Sorgfalt doch immer wieder Verzögerungen sich bemerkbar machen. Daß in den experimentellen Daten, welche in den Tabellen aufgeführt sind, an verschiedenen Stellen noch solche Fehler stecken, ist aus den Abweichungen von dem Verlauf im ganzen zu schließen. Wir mußten uns deshalb damit begnügen, daß der berechnete Wert kleiner als der beobachtete war und müssen annehmen, daß im Experiment in den Fällen, wo die Abweichung größer als die Beobachtungsgrenze ist, Verzögerungen durch noch nicht untersuchte und deshalb nicht berücksichtigte Umweltfaktoren eingetreten sind. Über die Entwicklungshemmung bei

---

[1] Nach Willcocks wird Baumwolle auf salzigen und sandigen Böden im allgemeinen von *Prodenia* gemieden.

[2] Vgl. dazu z. B. Terao und Tanaka.

Rebläusen durch verschiedene Nährpflanzen hat 1927 Börner ausführlich berichtet (siehe auch Bodenheimer 1926, S. 103/104).

In der freien Natur treffen dann alle Umweltfaktoren, von denen Temperatur, Feuchtigkeit, Ernährung, Luft die wichtigsten sind, zusammen und wirken sich in der Weise schädigend aus, daß (besonders in Breiten mit wechselnden nichtoptimalen Verhältnissen) nur ein geringer Prozentsatz der Tiere zur Fortpflanzung kommt[1]. Hinzu treten dann noch, wenn auch in vielen Fällen nur in geringerem Umfange, Parasiten und Krankheiten, nach Sachtleben besonders gegen Ende der Kalamität. Wenn auch zweifellos Friederichs in der Annahme recht hat, daß es nicht *allein* die klimatischen und Witterungsfaktoren sind, welche die Individuenzahl in der Natur regulieren, so muß doch bei dem bedeutenden Einfluß, den selbst kurzdauernde nichtoptimale Bedingungen auf den Lebensablauf ausüben, diesen Faktoren neben Ernährung und Hunger der Hauptwirkungswert zuerkannt werden[2].

13. Die Variationsbreite.

Bei den in dieser Arbeit angeführten Daten handelt es sich immer nur um solche Werte, die unter den verschiedenen Umweltbedingungen die weiteste Entwicklungsmöglichkeit, d. h. die größtmögliche Weglänge der Entwicklung in der kürzest möglichen Zeit angeben. Es ist selbstverständlich, daß derartige Untersuchungen auch auf das Verhalten sämtlicher Individuen im Versuch ausgedehnt werden müssen, um volle Klarheit über die Wirkung der Umweltfaktoren zu erhalten. Über die Methode, wie zu genauen Daten hierfür zu gelangen ist, habe ich 1929 bereits berichtet. Sie besteht in der Beobachtung des zeitlichen Verlaufs des Absterbens einer Population[3], die eine Kenntnis der Mortalität (anzugeben in Prozent nach der Zeit t), d. h. der Absterbeordnung als Zeitfunktion vermittelt. Derartige Untersuchungen habe ich auch an *Prodenia littoralis* vorgenommen. Es stellte sich jedoch bald heraus, daß durch die Polyederanfälligkeit auch der jungen Tiere ein nicht zu überwachender Faktor hinein kam, so daß ich diese Versuche zugunsten einer vertieften Untersuchung über die Entwicklungsmöglichkeit kurzerhand ausschied, um sie unter günstigeren Umständen gesondert zu bearbeiten. Trotzdem konnte nebenbei erkannt werden, daß die nichtoptimalen Um-

[1] Vgl. dazu Bremer, der z. B. für die Rübenfliege (mit 50 Eiern pro Weibchen) berechnet, daß 96% der Nachkommenschaft einer Generation den ökologischen Begrenzungsfaktoren erliegen müssen, wenn der Bestand sich nicht vermehren soll. Bei *Agrotis segetum* (mit 1500 Eiern pro Weibchen) sind es 99,9%.

[2] Vgl. dazu auch die Ausführungen von Allen.

[3] Ein Beispiel aus jüngster Zeit sind die Untersuchungen von Alpatov und Pearl über das Absterben von *Drosophila melanogaster* in verschiedenen, auch wechselnden Temperaturen.

weltfaktoren auch bei kurzdauernder Einwirkung eine Änderung der Variationsbreite hervorrufen[1].

Der ganze Verlauf des Absterbens unter verschiedenen Umweltfaktoren vermittelt dann die Kenntnis von den Grenzen, zwischen denen sich die Kurven für die Lebensdauer, die Weglänge der Entwicklung und die Konstanten bewegen, so daß an Stelle der Einzelkurven Kurvenbänder entstehen, die dann die Variationsbreite an jeder Stelle angeben. Bei der Steilheit des Abfalls z. B. in Abb. 6 kommt es dann dahin, daß von den Tieren eines Geleges einige z. B. schon als jüngere Raupen, die anderen im Laufe der Raupenentwicklung, die letzten dann als Falter absterben. So entwickelten sich in 35° von 1482 Eiern 120 nur bis zur Raupe im Ei (Ei schwarz), der Rest schlüpfte, aber die meisten starben als Raupe I und II den Temperaturtod. In 36° hatten sich in einem Gelege von 1516 Eiern in 1143 die Raupen voll entwickelt, starben aber dicht vor dem Schlüpfen ab. 61 Eier blieben unentwickelt (nicht befruchtet?), 312 Raupen schlüpften, von denen aber 310 als Raupe I starben, ohne viel zu fressen. Nur zwei Raupen überstanden die erste Häutung und starben als Raupe II. In einem anderen Versuch in 36° mit über 1000 Eiern schlüpfte nur die Hälfte. 2 Tage nach dem Schlüpfen sind die meisten Jungraupen tot, nach 3 Tagen leben 1 II, 2 II schwach, 1 I, 1 I schwach, nach $3^1/_2$ Tagen 2 II, nach $4^1/_2$ Tagen 1 II, nach 8 Tagen stirbt das letzte Tier dieses Versuches als Raupe III. In 33° starben von etwa 1000 Eiern eines Geleges die meisten Raupen gegen Ende des V. Stadiums.

Aus diesen Beispielen ist die große Sterblichkeit bei der Anfangsentwicklung zu entnehmen, trotzdem die Entwicklungsmöglichkeit an sich größer ist. Es sind aber immer nur wenige Tiere, welche die mögliche Entwicklung voll durchlaufen. Es kann darum nur mit Tausenden von Eiern gearbeitet werden, wenn man die Entwicklungsmöglichkeit herausfinden will.

III. Zusammenfassung.

1. Die Massenvermehrung der Baumwolleule *Prodenia littoralis* auf den Klee- und Baumwollfeldern Unterägyptens beginnt im Frühling jedes Jahres und erreicht in mehreren Generationen Ende Juni — Anfang Juli ihren Höhepunkt. Ende Juli bis Anfang August bricht die Kalamität ohne Mithilfe von Parasiten rasch zusammen. Entstehen und Ende dieser Massenvermehrung ist rein durch die Temperatur bedingt; sie stellt somit einen außerordentlich einfachen Fall einer Massenvermehrung dar. Der zweite klimatische Hauptfaktor, die Feuchtigkeit, ist durch die sehr trockene, völlig regenlose Witterung klimatisch ausge-

---

[1] Ähnliche Beobachtungen machte Hase vor kurzem an Wanzeneiern, die zeitweise in 2° gelebt hatten.

schaltet und bei der regelmäßigen, künstlichen Bewässerung der Felder genau kontrollierbar.

2. Durch Ausarbeitung einer Methode, die Luftfeuchtigkeit im Experiment konstant zu halten, konnte der Charakter der *Prodenia* als Feuchttier nachgewiesen werden. Die Methode besteht in der biologischen Ausnutzung der Tatsache, daß konzentrierte Salzlösungen in Form angefeuchteter Salzkristalle eine konstante Wasserdampfspannung über sich erzeugen, ohne daß — wie z. B. bei Schwefelsäurelösungen durch Schwefeldioxyd — mit Vergiftung der Atemluft gerechnet zu werden braucht.

3. Die Hauptarbeit wurde den Temperaturexperimenten in 22^0, $29—40^0$ (daneben auch in 0^0 und $—18^0$) gewidmet, um die Wirkungsgröße dieser Temperaturen und den Gang der Entwicklung heraus zu finden. Sie ordnen sich in zwei Serien: a) Dauerwirkung der Temperatur, b) kurzdauernde Wirkung der Temperatur und nachfolgende Überführung der Tiere in ihr Optimum (29^0). Es sollte herausgefunden werden, ob der umstrittene kritische Wärmepunkt, über dessen Wesensgleichheit mit dem kritischen Kältepunkt ich bereits 1929 näher gesprochen habe, tatsächlich biologisch realisiert ist, und wie er durch die Reaktion der Insekten in überoptimalen Temperaturen genau in seiner Lage in der Temperaturskala festgelegt werden kann. Es gelang durch Beobachtung des Entwicklungsganges und der Dauer der Entwicklung in den einzelnen Phasen mit den Methoden a) und b) nachzuweisen, daß unsere bisherige Meinung über den Verlauf der Entwicklung unrichtig ist, und daß die Geschwindigkeit (v), die wir bisher als reziproken Wert der Zeit (t) kennzeichneten, nicht als konstant angesehen werden kann. Der Entwicklungsverlauf kann also nicht unter dem Bilde einer gleichförmigen Bewegung (entsprechend $v = s/t$) verstanden, sondern muß als eine verzögerte Bewegung angesehen werden, bei der die Entwicklungsgeschwindigkeit (v) einen Anfangswert P besitzt, der biologisch als Entwicklungspotenz zu definieren ist, d. h. daß diese Geschwindigkeit v im Laufe der Entwicklung als Funktion der Zeit allmählich sinkt und im Tode gleich Null wird. Die Weglänge s, die wir bisher konstant gleich irgendeiner Zahl (1 oder 100) setzten, erhält in den verschiedenen Temperaturen unterschiedliche Werte (Abb. 6). Sie konnte als „Weglänge der Entwicklung" als Zahlenmaßstab für die Entwicklung selbst errechnet werden, wenn die Entwicklungsgeschwindigkeit $v = P - g\,t$ gesetzt und entsprechend $s = Pt - {}^1/_2 g t^2$ entwickelt wird. Wie Tabelle 3 zeigt, ergibt sich daraus, wenn man die optimal mögliche Entwicklung eines Organismus bis zum physiologischen Greisentod gleich 100 setzt, eine zahlenmäßige Charakterisierung der einzelnen Entwicklungsstufen, deren Festlegung eine rechnerische Verwertung des Entwicklungsverlaufs ermöglicht.

4. Um an den umstrittenen kritischen Wärmepunkt heran zu

kommen, ging ich bei den Versuchen an *Prodenia* nicht wie in früheren Untersuchungen von der mittleren, vitalen Zone aus, sondern von den höheren, offensichtlich schädlichen Temperaturen. Der beobachtete Verlauf der Entwicklung, sowohl bei Dauerwirkung wie bei unterbrochener Einwirkung dieser Temperaturen, zeigte bei der Durchrechnung eine gute Übereinstimmung mit den errechneten Werten. Der Verlauf der Entwicklung entsprechend $s = Pt - {}^1/_2\, gt^2$ gilt jedoch für *Prodenia* neben dem Optimum nur für höhere Temperaturen. Bei näher dem Optimum gelegenen Temperaturen muß eine Erweiterung der Formel vorgenommen werden, die neben der die Wirkungsgröße der Temperaturen kennzeichnenden Verzögerungskonstante g eine andere Konstante h in folgender Form enthält:

$$s = Pt - \frac{1}{2}\, gt^2 + ht.$$

Dazu kommt noch als Intergrationskonstante der Wert $-K$. Mit dieser Form des Entwicklungsverlaufs gelingt es schon z. B. bei 33°, die Berechnungen bis in die Zeitgrenze der Beobachtungen zu führen. Die Integrationskonstante K ist aber ebenfalls eine Zeitfunktion, so daß ht besser durch ein Glied mit t^3 zu ersetzen ist. Der biologisch richtige Entwicklungsverlauf ist dann durch eine Reihe rechnerisch am genauesten zu erfassen und führt wahrscheinlich zu einer Endformel mit exponentialem bzw. logarithmischem Charakter.

5. Damit ist die Methode gegeben, die Wirkungsgröße äußerer Faktoren zahlenmäßig zu kennzeichnen und den Gang der Insektenentwicklung auch bei wechselnden Außenbedingungen, wie sie z. B. bei den Massenvermehrungen der Schadinsekten unserer Breiten vorhanden sind, rechnerisch zu erfassen, vor allen Dingen den Todpunkt in der Entwicklung und die Zeiten bis zur Erreichung der einzelnen Entwicklungsstadien zu errechnen. Sicher gestellt ist durch das Experiment, daß es besonders die biologisch extremen Außenfaktoren sind, deren Vorhandensein die Massenvermehrung eines Insektes verhindert, und deren Fehlen sie begünstigt. Temperaturmittel geben keinen sicheren Anhaltspunkt für die klimatische Bedingtheit der Massenvermehrungen und der ökologischen Verbreitung, sondern nur die Wirkungsgrößen dieser Temperaturen.

6. Die unter Ziffer 3 in ihrer Art gekennzeichnete Entwicklungsgeschwindigkeit v (Tabelle 3 und 14) gibt einen Maßstab für den physiologischen Zustand eines Insekts ab, daß durch irgendwelche Einflüsse von außen her in seiner inneren physiologischen Struktur geändert worden ist. Durch Beobachtungen über die morphologischen Kennzeichen der Raupenstadien von *Prodenia* und ihre Anfälligkeit Krankheitserregern (Polyeder) gegenüber wird diese Auffassung gestützt und kann dazu herangezogen werden, oft beobachtete Tatsachen wie Notverpuppung,

unterschiedliche Widerstandsfähigkeit gegen klimatische Extreme und auch gegen Gifte physiologisch zu ordnen und zu klären. Dadurch daß es gelang, die Art und die Größe der Wirkung von Außenfaktoren (hier der Temperatur) zahlenmäßig zu kennzeichnen, finden die Verlängerung der Entwicklungszeiten einzelner Stadien, die verschiedene Widerstandsfähigkeit der einzelnen Entwicklungsstadien gegen schädliche Einflüsse die Häutungshemmungen und ihre Überwindung (siehe z. B. Tabelle 13, Raupe V und VI) und die für die Begattungsfähigkeit und Vermehrung der Insekten so bedeutungsvolle Änderung der Geschlechtsverhältnisse ihre kausale Erklärung.

7. Kritische Wärme- und Kältepunkte existieren biologisch nicht: es hat vielmehr lediglich das Optimum als biologischer Fixpunkt in der Temperaturskala zu gelten. Dieses Optimum ist dadurch gekennzeichnet, daß hier die weitmöglichste Entwicklung (bis zum physiologischen Greisentod) in der kürzesten Zeit erfolgt. Ein wirklicher Entwicklungsstillstand ist in keiner Temperatur gegeben. Jede auch kurzdauernde Einwirkung nichtoptimaler Temperaturen bedeutet eine Schädigung des Organismus.

8. Nichtoptimale Feuchtigkeitsgrade und Ernährungsverhältnisse und auch Gifte haben den gleichen biologischen Effekt wie nichtoptimale Temperaturen und bewirken eine Verkürzung der Weglänge der Entwicklung bzw. eine Verlängerung der Zeiten.

Literaturverzeichnis.

Allen, W. E.: The problem of significant in natural environments. Ecology **10**, 223 (1929). — **Alpatov, W. W.** and **Pearl, R.:** Experimental studies on the duration of life. XII. Amer. Naturalist **63**, 37 (1929). — **Andres, A.:** La phase d'engourdissement ou hibernation observée en Egypte, en hiver ou en été, chez quelques lépidoptères. Bull. Soc. entom. Egypte. Séance du 11 Mai 1910, S. 89. — **Beattie, M. V. F.:** Observations on the thermal death-points of the blowfly at different relative humidities. Bull. entomol. Res. **18**, 397 (1928). — **Belehradek, J.:** Sur la signification des coëfficiants de température. Protoplasma (Berl.) **7**, 232 (1929). — **Blunck, H., Bremer, H.** und **Kaufmann, O.:** Untersuchungen zur Lebensgeschichte und Bekämpfung der Rübenfliege. 1.—8. Mitt. Arb. biol. Reichsanst. Land- u. Forstw. **16**, 423 (1928). — Untersuchungen zur Lebensgeschichte und Bekämpfung der Rübenfliege. 9. und 10. Mitt. Ebenda **17**, 103 (1929). — **Bodenheimer, F. S.:** Über die Voraussage der Generationenzahl von Insekten. III. Die Bedeutung des Klimas für die landwirtschaftliche Entomologie. Z. angew. Entomol. **12**, 91 (1926). — Über die für das Verbreitungsgebiet einer Art bestimmenden Faktoren. Biol. Zbl. **47**, 25 (1927). — Welche Faktoren regulieren die Individuenzahl einer Insektenart in der Natur? Ebenda **48**, 714 (1928). — **Bodenheimer, F. S.** und **Guttfeld, M.:** Über die Möglichkeiten einer biologischen Bekämpfung von *Pseudococcus citri*. Eine epidemiologische Studie. Z. angew. Entomol. **15**, 67 (1929). — **Börner, C.:** Beiträge zur Kenntnis vom

Massenwechsel (Gradation) schädlicher Insekten. Arb. biol. Reichsanst. Land- u. Forstw. **10**, 405 (1921). — Über den Einfluß der Nahrung auf die Entwicklungsdauer von Pflanzenparasiten nach Untersuchungen an der Reblaus. Z. angew. Entomol. **13**, 108 (1927). — **Bremer, H.:** Grundsätzliches über den Massenwechsel von Insekten. Ebenda **14**, 254 (1928). — Zur Methodik epidemiologischer Untersuchung von Getreidefliegenkalamitäten. Anz. Schädlingskde **5**, 70 (1929). — **Draper, W.:** Notes on the injourious scale insects and mealy bugs of Egypt. Cairo 1907. — **Eidmann, H.:** Morphologische und physiologische Untersuchungen am weiblichen Genitalapparat der Lepidopteren. I. Z. angew. Entomol. **15**, 1 (1929). — **Friederichs, K.:** Welche Faktoren regeln die Individuenzahl einer Insektenart in der Natur? Anz. Schädlingskde **5**, 119 (1929). — **Hase, A.:** Über Temperaturversuche mit den Eiern der Mehlmotte. Arb. biol. Reichsanst. Land- u. Forstw. **15**, 109 (1927). — Weitere Beiträge zur Kenntnis der Bettwanze *Cimex lectularius* L. Erscheint in: Z. Parasitenkde **2**, H. 3 (1930). — **Hesse, R.:** Die Ökologie der Tiere, ihre Wege und Ziele. Naturwiss. **15** (Sdr.) (1927). — **Janisch, E.:** Das Exponentialgesetz als Grundlage einer vergleichenden Biologie. Berlin: Julius Springer 1927. — Die Lebens- und Entwicklungsdauer der Insekten als Temperaturfunktion. Festschrift f. Korschelt. Z. Zool. **132**, 176 (1928). — Über die Wirkungsgröße der Umweltfaktoren bei der Massenvermehrung der Insekten. Deutsche Forschung. Aus d. Arb. d. Notgemeinschaft d. dtsch. Wissenschaft, H. 9: Landwirtschaftswissenschaft (1929). — Über den Einfluß niederer Temperaturen auf die Lebensvorgänge bei Tieren und Pflanzen. Z. Kälteindustrie **36**, H. 10 (1929 a). — **MacArthur, J. W.** and **Baillie, W. H. T.:** Metabolic activity and duration of life. I. J. of exper. Zool. **53**, 221 (1929). — Metabolic activity and duration of life. II. Ebenda **53**, 243 (1929). — **MacKenzie-Taylor, E.:** The effect of irrigation upun soil temperatures. Ministry of Agricult. Egypt, Techn. and Scientific Service Bull. **53** (1924). — **MacKenzie-Taylor, E.** and **Williams, C. B.:** A comparison of sand and soil temperatures in Egypt. Ebenda Bull. **40** (1924). — **Knoche, E.:** Schädling, Klima und Bekämpfung. Arb. biol. Reichsanst. Land- u. Forstw. **16**, 705 (1929). — **Krieg, H.:** Die Bekämpfung forstlicher Schädlinge vom Flugzeug. Verh. naturhist. Ver. preuß. Rheinlande u. Westfalens **82**, 40 (1925). Bonn 1926. — **Ludwig, D.:** The effect of temperature of the development of an insect. Physiol. Zool. **1**, 358 (1928). Ref.: Ber. Biol. **9**, 394 (1928). — **Lundegårdh, H.:** Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben. Jena: Gustav Fischer 1925. — **Martini, E.:** Über die Kettenlinie und die Exponentialkurve überhaupt als Bilder für die Abhängigkeit der Entwicklungsdauer von der Wärme. Z. angew. Entomol. **14**, 273 (1928). — **Obermiller, J.:** Die Einstellung von Luft auf bestimmte Trocknungs- oder Feuchtungsgrade mit Hilfe von Salzen und ähnlichen Stoffen und das „relative Trocknungsvermögen" der Stoffe als Maß ihrer Hygroskopie. Hoppe-Seylers Z. **109**, 145 (1924). — **Sachtleben, H.:** Die Forleule. Monographien zum Pflanzenschutz, H. 3. Berlin: Julius Springer 1929. — **Sekla, B.:** Lebensdauer der *Drosophila melanogaster* (tschechisch). Ref.: Ber. Biol. **9**, 642 (1929). — **Silberschmidt, K.:** Untersuchungen über die Abhängigkeit des pflanzlichen Wachstumsverlaufes und der erreichten Endlänge von konstanten Temperaturgraden. Bibliotheca botan., H. 97. Stuttgart: Schweizerbart 1928. — **Schneider, K.:** Die Entwicklung des Eierstocks und Eies von *Deilephila euphorbiae*. Arch. Zellforschg **14**, 79 (1915). — **Terao, A.** and **Tanaka, T.:** Mehrere Arbei-

ten in: Proc. imp. Acad. Tokyo **4**, 550—560 (1928). — **Thienemann, A.:** Biologische Forschungsreisen und das System der Biologie. Zool. Anz. **73**, 245 (1928). — **Uvarov, B. P.:** Weather and climate in their relation to insects. Conference of Empire Meteorologists **1929**, Agricult. Sect. — **Voelkel, H.:** Zur Biologie und Bekämpfung des Khaprakäfers, *Trogoderma granarium* Everts. Arb. biol. Reichsanst. Land- u. Forstw. **13**, 129 (1924). — **Weidling, K.:** Die Beeinflussung von Eiröhrenzahl und -größe einiger Dipteren durch Hunger im Larvenstadium usw. Z. angew. Entomol. **14**, 69 (1928). — **Willcocks, F. C.:** Insects injourious to the cotton plant in Egypt. I. The egyptian cotton worm. Yearbook of the Khedivial Agricult. Soc. Cairo **1905**, 15. — **Williams, C. B.:** Mehrere bioklimatische Untersuchungen in Ägypten in: Ministry of Agricult. Egypt, Techn. and Scientific Serv. Bull. Nr 29 (1923); Nr 32 (1923); Nr. 37 (1924); Nr 47 (1924); Nr 50 (1924).

JOURNAL OF MORPHOLOGY AND PHYSIOLOGY

FOUNDED BY C. O. WHITMAN, 1887

MANAGING EDITOR

C. E. McCLUNG

University of Pennsylvania, Philadelphia, Pa.

PUBLISHED QUARTERLY BY

THE WISTAR INSTITUTE OF ANATOMY AND BIOLOGY

VOLUME 48 — No. 2

DECEMBER 5, 1929

Contents:

RAYMOND F. BLOUNT. Seasonal cycles of the interstitial cells in the testis of the horned toad (Phrynosoma solare). Seasonal variations in the number and morphology of ihe interstitial cells and the volume of the interstitial tissue. Five text figures and one plate (four figures) 317

TSO-HSIN CHENG, Intersexuality in Rana cantabrigensis. Five figures 345

DWIGHT L. HOPKINS. The effects of the sustratum, divalent and monovalent cations on locomotion in Amoeba proteus. Three figures 371

JOHN H. GEROULD. Periodic reversal of heart action in the silkworm moth and pupa. Four text figures and one heliotype plate 385

OLIVE SWEZY, Maturation of the male germ cells in the rat. Two plates (twenty figures) . 433

OLIVE SWEZY. The ovarian chromosome cycle in a mixed rat strain. Three text figures and two plates (twenty-four figures) 445

WILLIAM C. YOUNG. A study of the function of the epididymis. II. The importance of an aging process in sperm for the length of the period during which fertilizing capacity is retained by sperm isolated in the epididymis of the guinea-pig 475

O. A. JOHANNSEN. Some phases in the embryonic development of Diacrisia virginica Fabr. (Lepidoptera). Eight plates (fifty-four figures) 493

H. W. NORRIS. The parietal fossa and related structures in the plagiostome fishes. Eleven figures 543

MASASHI ISHIKAWA. On the statocyst of the American cephalopod genera. On diagram and twelve figures 563

JAMES BURDINE LOOPER and MARGARET HAASE LOOPER. A histological study of the colic caeca in the bantam fowl. Three text figures and five heliotype plates (eight figures) . 585

A. W. BELL. The origin of neutral fats from the Golgi apparatus of the spermatid of the dog. One heliotype plate (seventeen figures) 611

Zu beziehen durch die

HIRSCHWALDSCHE BUCHHANDLUNG

BERLIN NW 7 / Unter den Linden 68

Ein neuer Beitrag zur Paläoneurologie:

Die fossilen Gehirne

von

Tilly Edinger

Frankfurt a. M.

(Sonderdruck aus „Zeitschrift für die gesamte Anatomie" Abt. III, Bd. 28)

Mit 203 Textabbildungen. II, 249 Seiten. 1929. RM 36.—

Verlag von Julius Springer in Berlin

Handbuch der Ernährung und des Stoffwechsels der landwirtschaftlichen Nutztiere

als Grundlagen der Fütterungslehre

Herausgegeben von **Ernst Mangold,** Dr. med., Dr. phil., o. Professor der Tierphysiologie, Direktor des Tierphysiologischen Instituts der Landwirtschaftlichen Hochschule, Berlin

Soeben erschien:

BAND II: **Verdauung und Ausscheidung**

Mit 146 Abbildungen. XI, 464 Seiten. 1929.
RM 42.—; gebunden RM 45.—

Inhaltsübersicht: **Die Verdauung der landwirtschaftlichen Nutztiere.** 1. Aufgaben und Werkzeuge der Verdauung. 2. Die Verdauung des Geflügels. Die Verdauung der Wiederkäuer. Von Professor Dr. E. Mangold, Berlin. 4. Die Verdauung des Pferdes. Von Professor Dr. A. Scheunert und Priv.-Doz. Dr. Fr. W. Krzywanek, Leipzig. 5. Die Verdauung des Schweines. Von Priv.-Doz. Dr. Fr. W. Krzywanek, Leipzig. 6. Die Mitwirkung der Bakterien bei der Verdauung. Von Priv.-Doz. Dr. M. Schieblich, Leipzig. — **Die Ausscheidungen der landwirtschaftlichen Nutztiere.** 1. Die Faeces. Von Privatdozent Dr. Fr. W. Krzywanek, Leipzig. 2. Die Niere als harnabsonderndes Organ. Von Professor Dr. K. Peter, Greifswald. 3. Der Harn. Von Dr. C. Brahm, Berlin. — Literatur- und Sachverzeichnis.

Früher erschien:

BAND I: **Nährstoffe und Futtermittel**

Mit 11 Abbildungen. XIV, 575 Seiten. 1929.
RM 46.80; gebunden RM 49.80

Band 3 und 4 werden behandeln:

Stoffwechsel. — Energiehaushalt und besondere Einflüsse auf Ernährung und Stoffwechsel

Verlag von Julius Springer in Berlin

Hierzu drei Beilagen vom Verlag Julius Springer in Berlin.